

ANDREIA APARECIDA GUIMARÃES

**INFLUÊNCIA DA VARIAÇÃO NUMÉRICA DOS NECTÁRIOS EXTRAFLORAIS DE
Passiflora suberosa LINNAEUS (PASSIFLORACEAE) NA FAUNA DE
FORMICÍDEOS ASSOCIADA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Biologia Animal do Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Biologia Animal.

Linha de Pesquisa: Ecologia de Insetos
Orientador: Prof. Dr. Gilson Rudinei Pires Moreira

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL

Porto Alegre

2002

Dedico este trabalho aos meus pais Jadir e Maria
e ao meu namorado Eduardo por todo o incentivo e compreensão.

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao Professor Dr. Gilson Rudinei Pires Moreira por sua constante orientação, compreensão, incentivo e contribuição essencial para a realização do presente trabalho.

Aos colegas de laboratório Camila, Daniela, Elisete, Lucas, Maria Áurea, Maurício, Mônica, Rafael, Solange e Vídica por todos os momentos de convivência enriquecedora. Algumas contribuições foram fundamentais para a realização de determinadas etapas. Em especial à Maria Áurea, Solange e Vídica pela ajuda na fase inicial das atividades. Ao Lucas pelas ilustrações. À Daniela por todas as dúvidas esclarecidas durante as atividades desenvolvidas.

Ao colega do Laboratório de Entomologia Sistemática Eduardo José Ely e Silva pelo auxílio com a identificação das formigas.

À Francis, Miriam e Moema pelo auxílio nas atividades desenvolvidas na microscopia eletrônica.

Aos professores e colegas do Curso de Pós-Graduação em Biologia Animal da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS) por todo o aprendizado obtido.

Ao professor Dr. Eduardo Périco por apresentar-me ao professor Dr. Gilson R. P. Moreira.

Aos meus amados pais pelo apoio e incentivo constantes em todos os momentos. Em especial ao meu namorado Eduardo pelo seu carinho, incentivo e paciência constantes.

À UNIVATES – Centro Universitário de Lajeado pelo apoio institucional,

através da liberação para que dedicar-me ao presente trabalho.

Ao Centro de Microscopia Eletrônica da Universidade Federal do Rio Grande do Sul pela utilização dos equipamentos, os quais foram fundamentais para a realização deste estudo.

Ao Curso de Pós-Graduação em Biologia Animal pela oportunidade de aperfeiçoamento e aquisição de novos conhecimentos.

SUMÁRIO

	página
RELAÇÃO DE FIGURAS	VIII
RELAÇÃO DE TABELAS	X
RESUMO	XI
1. GENERALIDADES SOBRE NECTÁRIOS EXTRAFLORAIS.....	1
1.1 Nectários extraflorais.....	1
1.2 Ocorrência, evolução e genética dos nectários extraflorais	2
1.3 Interação inseto-planta mediada pelos nectários extraflorais.....	4
1.3.1 Hipótese exploracionista	4
1.3.2 Hipótese protecionista	5
1.3.3 Casos específicos	10
1.3.5 Passifloráceas, formigas e herbívoros	12
2. INFLUÊNCIA DA VARIAÇÃO NUMÉRICA DOS NECTÁRIOS EXTRAFLORAIS DE <i>Passiflora suberosa</i> LINNAEUS (PASSIFLORACEAE) NA FAUNA DE FORMICÍDEOS ASSOCIADA.....	14
2.1 Abstract.....	14
2.2 Introdução	16
2.3 Material e métodos	17
2.3.1 Caracterização do formato das folhas de <i>P. suberosa</i>	17
2.3.2 Caracterização e variação numérica dos nectários extraflorais..	20
2.3.3 Caracterização quantitativa do néctar extrafloral.....	20
2.3.4 Fauna de formigas associada aos nectários extraflorais de <i>P.suberosa</i>	21
2.3.4.1 Delineamento experimental	22
2.3.7 Análise estatística	23
2.4 Resultados.....	23
2.4.1 Caracterização do formato das folhas de <i>P. suberosa</i>	23
2.4.2 Caracterização e variação numérica dos nectários extraflorais..	24
2.4.3 Caracterização quantitativa do néctar extrafloral.....	36
2.4.4 Fauna de formigas associada aos nectários extraflorais de <i>P. suberosa</i>	36
2.4.4.1 Delineamento experimental	41

2.5 Discussão.....	41
3 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	47
4 APÊNDICES	54

LISTA DE FIGURAS

página

Figura 1. Representação esquemática dos formatos foliares de <i>P. suberosa</i>	19
Figura 2. Freqüência relativa de folhas de <i>P. suberosa</i> com os tipos foliares: A, B, C, D, E e F nas populações amostradas.....	25
Figura 3. Representação esquemática da disposição dos nectários extraflorais no limbo e pecíolo das folhas de <i>P. suberosa</i>	27
Figura 4. Micrografias dos nectários extraflorais do pecíolo e limbo da folha um e 10 de <i>P. suberosa</i> em microscopia eletrônica de varredura	28
Figura 5. Variação no diâmetro dos nectários extraflorais do pecíolo e limbo das folhas de <i>P. suberosa</i> nas populações amostradas	31
Figura 6. Freqüência relativa de folhas, em cada população de <i>P. suberosa</i> , que apresentaram nectários extraflorais no limbo.....	32
Figura 7. Variação na quantidade de nectários extraflorais no limbo, nas 10 folhas apicais dos ramos de <i>P. suberosa</i> em cada população amostrada.....	33
Figura 8 Freqüência relativa de nectários extraflorais por folha em <i>P. suberosa</i> , nas populações amostradas	34
Figura 9. Regressão entre o número de nectários extraflorais por planta de <i>P. suberosa</i> e o volume de néctar extrafloral produzido	37
Figura 10. Freqüência relativa dos gêneros de formigas encontradas nos ramos de <i>P. suberosa</i>	38

Figura 11. Regressão entre a posição da folha no ramo e o número de formigas encontradas nos nectários extraflorais das folhas de <i>P. suberosa</i>	39
Figura 12. Regressão entre o número de nectários extraflorais presentes no limbo foliar por planta de <i>P. suberosa</i> e o de formigas visitantes	40
Figura 13. Variação na quantidade de formigas nos ramos de <i>P. suberosa</i> com relação a três tratamentos.....	42

LISTA DE TABELAS

página

Tabela 1. Trabalhos que corroboram a hipótese protecionista da ação de formigas...6

RESUMO

Passiflora suberosa (Passifloraceae) apresenta grande variação na forma foliar. Neste estudo, buscou-se determinar os tipos de formatos foliares básicos presentes em seis populações do Estado do Rio Grande do Sul. Além disso, esta espécie apresenta nectários extraflorais, que foram caracterizados morfológicamente, e determinado a sua localização nas folhas, bem como sua variação numérica. Também, realizou-se análise quantitativa do néctar extrafloral por eles produzido. Em campo, são freqüentemente encontradas formigas nos nectários extraflorais de *P. suberosa*. Com base em visitas quinzenais, identificou-se os gêneros de formigas que os visitam e quantificou-se a freqüência destes em relação à posição da folha no ramo (idade) e à variação numérica de nectários extraflorais por planta. Para testar a importância dos nectários extraflorais do limbo frente a presença de formigas, um experimento foi desenvolvido, contendo os seguintes tratamentos: 1) nectários extraflorais do limbo foliar e peciolares intactos; 2) nectários extraflorais do limbo foliar extirpados e 3) nectários extraflorais do limbo foliar e do pecíolo extirpados. Foram encontrados seis tipos de formatos foliares. Num dado local, há predominância de um tipo particular de formato, o qual não é o mesmo dentre as populações amostradas. A caracterização dos nectários extraflorais confirmou a presença destes no pecíolo. Além dos nectários extraflorais do pecíolo, encontrou-se outro tipo ainda não descrito para esta espécie de passiflorácea. Este localiza-se na face abaxial do limbo foliar. Para quantificar a freqüência de visitas de formigas aos nectários extraflorais de *P. suberosa* em relação à posição da folha no ramo e à variação numérica destes por planta, foram realizadas visitas quinzenais. Foram identificados sete gêneros de formigas, a

grande maioria, pertencente à *Crematogaster* Lund. Foram encontradas com maior frequência nos nectários extraflorais das folhas jovens, próximas da região apical. Igualmente, foram encontradas mais formigas nos nectários extraflorais das plantas com maior número destes. No experimento, houve significativamente maior número de visitas quando os nectários extraflorais do limbo foliar permaneceram intactos. *P. suberosa* é uma das hospedeiras preferenciais das larvas de *Heliconius erato phyllis* (Lepidoptera: Nymphalidae). A fêmea desta espécie seleciona para ovipositar a região apical dos ramos desprovidos de coespecíficos. Inferimos que a presença de um maior número de formigas em seus ramos a deixe relativamente mais protegida da oviposição desta borboleta e ação posterior das larvas, o que precisa ser testado experimentalmente. Assim, a presença de nectários extraflorais adicionais no limbo, seria uma vantagem adaptativa de *P. suberosa*, já que atrairia um maior número de formigas, que em troca do néctar extrafloral, a protegeria.

Palavras-chave: *Passiflora suberosa*, formato foliar, nectários extraflorais, formigas, proteção.

1 GENERALIDADES SOBRE NECTÁRIOS EXTRAFLORAIS

No reino vegetal, existem duas classes de nectários: florais e extraflorais. Os nectários florais localizam-se na região floral e são associados diretamente com o fenômeno da polinização. Os nectários extraflorais localizam-se externamente à região floral, em estruturas vegetativas, não estando diretamente associados à polinização (BENTLEY 1976; ELIAS & GELBAND 1976; KEELER 1980). Segundo ELIAS *et al.* (1975), os dois sistemas de nectários intra e extrafloral devem ser considerados diferentes, visto que apresentam funções distintas.

1.1 Nectários extraflorais

Os nectários extraflorais podem ser encontrados em plantas na zona tropical e temperada, sendo mais comuns na primeira (BENTLEY 1983; KOPTUR 1992). Para BENTLEY (1976), tais plantas são mais abundantes em habitats perturbados. Segundo ELIAS (1983) e PICKETT & CLARK (1979), os nectários são órgãos ou tecidos especializados que secretam néctar, o qual pode ser constituído por mono e dissacarídeos, aminoácidos, proteínas e outros compostos.

Os nectários extraflorais podem ser definidos como glândulas que secretam principalmente açúcares e aminoácidos, sendo encontrados em porções vegetativas de muitas espécies de plantas (DURKEE 1982; McLAIN 1983). Podem estar presentes nas folhas, no raquis (no caso de folhas compostas), no pecíolo, nas superfícies abaxial e adaxial do limbo, nas estípulas, próximo às estruturas reprodutivas da planta, nas brácteas, na superfície de frutos em desenvolvimento, nos cotilédones de algumas espécies e também nas margens das folhas. São porém, mais comuns na metade superior do pecíolo ou próximo à base do limbo

foliar (BENSON *et al.* 1976; BENTLEY 1977b; DAVE & PATEL 1975; ELIAS 1980, 1983; KOPTUR 1992; PICKETT & CLARK 1979), estando mais ativos nas partes externas de flores e frutos e nas partes em desenvolvimento, como folhas novas e inflorescências (BENTLEY 1977b; ELIAS *et al.* 1975; KOPTUR 1992).

Anatomicamente, os nectários florais e extraflorais são similares, sendo que os extraflorais são muitas vezes mais largos e mais variados quanto à aparência externa (ELIAS 1983). Estes podem ser desde um simples poro, ou uma única célula que libera seu conteúdo, até estruturas relativamente mais elaboradas e maiores semelhantes a uma taça, ou a uma saliência ou ainda hastes com pêlos na parte distal (BENTLEY 1977b; DURKEE 1983; ELIAS 1972, 1980; KOPTUR 1992).

Há algumas estruturas no corpo das plantas que são semelhantes a nectários, mas produzem outras substâncias, exemplo: hidatódios, glândulas de óleo ou de resina. Para diferenciá-los é importante analisar as secreções produzidas e sua vascularização. Nos nectários a vascularização é realizada pelo menos em parte pelo floema, secretando uma substância rica em carboidratos, denominada néctar (ELIAS & GELBAND 1977; KEELER 1980; KOPTUR 1992).

1. 2 Ocorrência, evolução e genética dos nectários extraflorais

Segundo KOPTUR (1992), cerca de 93 famílias e 332 gêneros de vegetais apresentam nectários extraflorais, distribuídos em pteridófitas e angiospermas, não sendo conhecidos em gimnospermas. Em algumas famílias, muitas espécies podem apresentar nectários extraflorais; em outras, podem estar restritos a uma ou duas espécies. Por outro lado, a sua ocorrência pode ser amplamente variável dentro de uma única espécie (BENTLEY 1977b; TILMAN 1978).

Várias linhas independentes de especialização dos nectários extraflorais têm evoluído, sendo que estas linhas evolutivas incluem nectários não-vascularizados, sem uma estrutura bem definida, nectários não-vascularizados mas com uma estrutura organizada e nectários maiores, vascularizados (ELIAS 1983).

De acordo com ELIAS & GELBAND (1977), em algumas famílias de plantas, incluindo as passifloráceas, os nectários extraflorais podem ter evoluído a partir de hidatódios (estrutura secretora ou excretora que elimina soluções aquosas muito diluídas, sendo responsável pela gutação, conforme FERRI *et al.* (1981)). Funcionalmente, os hidatódios e os nectários extraflorais não são relacionados, embora ambos sejam afetados pelo balanço hídrico da planta. Os hidatódios atuam como um mecanismo regulador de água para diminuir sua concentração excessiva na planta, especialmente quando a absorção de água pelas raízes é favorecida e faltam condições para transpiração; o que pode ser observado sob condições úmidas, como os locais onde as plantas do gênero *Impatiens* (Balsaminaceae) se desenvolvem (ELIAS & GELBAND 1977).

A ampla distribuição junto com a origem diversa muitas vezes observada, segundo CARROLL & JANZEN (1973), ELIAS (1980, 1983) e ELIAS & GELBAND (1977), são fortes evidências de que os nectários extraflorais tenham evoluído independentemente várias vezes, em diferentes famílias, e em diferentes vezes durante a história evolutiva das plantas.

O controle genético para o desenvolvimento de nectário extrafloral tem sido investigado no gênero *Gossypium* (Malvaceae), onde observou-se que a ausência dos nectários é determinada por dois pares de genes recessivos, sendo independente da herança dos nectários florais. Porém, há uma grande variação fenotípica na expressão dos genes que controlam o desenvolvimento dos nectários

em *Gossypium*. Por exemplo, em uma estação de baixo crescimento vegetal (presumivelmente baixa quantidade de água disponível) produzir-se-á plantas com poucos ou até sem nectários extraflorais, mas sua progênie poderá produzi-los. Esta plasticidade fenotípica encontrada no gênero *Gossypium*, não é regra para todos os grupos que apresentam nectários extraflorais. Em muitos grupos, como em Caesalpinioideae e Bignoniaceae, a ocorrência dos nectários é constante, sendo suficientemente útil como caracter taxonômico (BENTLEY 1977b).

1.3 Interação inseto - planta mediada pelos nectários extraflorais

De acordo com KOPTUR (1992), os nectários extraflorais são visitados por uma ampla variedade de animais, em busca de alimento, sendo que os efeitos dessa associação podem ser benéficos, pelo patrulhamento realizado pelos insetos na superfície da planta, perturbando, predando ou até parasitando os herbívoros. Ou ainda prejudiciais, atraindo insetos herbívoros adultos, os quais podem ovipositar na planta.

1.3.1 Hipótese exploracionista

Alguns autores afirmam que os insetos atraídos pelos nectários extraflorais não são importantes para a proteção da planta, sendo a secreção do néctar puramente uma função fisiológica (BENTLEY 1976, 1977b; DIEHL-FLEIG 1997; FOWLER *et al.* 1991; TEMPEL 1983).

Existem estudos que têm demonstrado a ausência de benefício aparente para algumas plantas que tem nectários extraflorais, porém os trabalhos relatando a proteção são mais representativos e em maior número que os experimentos em contrário (KOPTUR 1992; RASHBROOK *et al.* 1992).

1.3.2 Hipótese protecionista

A hipótese mais difundida da função dos nectários extraflorais é que eles sirvam para atrair insetos, principalmente formigas, as quais agiriam como protetoras das plantas contra insetos fitófagos, em troca do néctar extrafloral (KOPTUR 1992). Há vários trabalhos que corroboram esta hipótese protecionista (Tabela 1).

Para AGRAWAL & RUTTER (1998) e SMITH *et al.* (1990), a presença dos nectários extraflorais parece ser uma adaptação que aumenta o *fitness* da planta, devido a sua capacidade de fornecer alimento para parasitóides que em troca a protegeriam. Além disso, atrairiam formigas que predariam insetos herbívoros que estivessem na planta.

Além das formigas outros insetos também podem exercer uma ação protetora sobre as plantas, tais como besouros, abelhas, vespas, moscas e parasitóides (BECERRA & VENABLE 1989; BECKMANN Jr. & STUCKY 1981; BENTLEY 1976; KNOX *et al.* 1986; KOPTUR 1979; STEPHENSON 1982).

Especificamente em relação às formigas, o mutualismo entre elas e as plantas deve ter iniciado no Período Cretáceo, de acordo com os registros fósseis. Desde esta época as plantas têm evoluído diversas estratégias para atrair as formigas, uma delas são os nectários extraflorais (HÖLLDOBLER & WILSON 1990).

Tabela 1. Trabalhos que corroboram a hipótese protecionista da ação de formigas como protetoras das plantas contra insetos fitófagos, em troca do néctar extrafloral produzido por estas.

Espécie vegetal estudada	Referência bibliográfica
Família: Acanthaceae	
<i>Ruellia radicans</i>	GRACIE (1991)
Família: Bignoniaceae	
<i>Campsis radicans</i>	ELIAS & GELBAND (1976)
<i>Catalpa speciosa</i>	STEPHENSON (1982)
Família: Bixaceae	
<i>Bixa orellana</i>	BENTLEY (1977a)
Família: Cactaceae	
<i>Opuntia acanthocarpa</i>	PICKETT & CLARK (1979)
<i>Opuntia ficus-indica</i>	SOARES & DELABIE (2000)
Família: Convolvulaceae	
<i>Ipomoea carnea</i> e <i>Ipomoea leptophylla</i>	KEELER (1977)
<i>Ipomoea pandurata</i>	BECKMAN Jr. & STUCKY (1981)
Família: Euphorbiaceae	
<i>Poinsettia</i> sp	VANSELL (1940)
Família: Fabaceae	
<i>Vicia sativa</i>	KOPTUR (1979)
Família: Gesneriaceae	
<i>Codonanthe crassifolia</i>	KLEINFELDT (1978)

Tabela 1 . Continuação ...

Espécie vegetal estudada	Referência bibliográfica
Família: Leguminosae	
<i>Acacia cornigera</i>	JANZEN (1966)
<i>Acacia pycnantha</i> e <i>Acacia terminalis</i>	KNOX <i>et al.</i> (1986)
<i>Cassia fasciculata</i>	BARTON (1986)
<i>Inga densiflora</i> e <i>Inga punctata</i>	KOPTUR (1984)
Família: Loasaceae	
<i>Mentzelia nua</i>	KEELER (1981)
Família: Marantaceae	
<i>Calathea ovandensis</i>	HORVITZ & SCHEMSKE (1984)
Família: Meliaceae	
<i>Cabralea canjerana</i>	PIZO & OLIVEIRA (1998)
Família: Rubiaceae	
<i>Tocoyena formosa</i>	SANTOS & DEL-CLARO (2001)
Família: Vochysiaceae	
<i>Qualea grandiflora</i>	OLIVEIRA <i>et al.</i> (1987)
Família: Zingiberaceae	
<i>Costus</i> spp	SCHEMSKE (1982)
<i>Costus woodsonii</i>	SCHEMSKE (1980, 1982)
Pteridophyta	
<i>Polypodium plebeium</i>	KOPTUR <i>et al.</i> (1998)
<i>Pteridium aquilinum</i>	LAWTON & HEADS (1984)

As espécies de formigas que utilizam o néctar extrafloral em sua dieta variam consideravelmente em suas preferências alimentares, comportamento de alimentação e grau de agressividade. Isto sugere que as plantas podem ter evoluído características morfológicas e químicas específicas para maximizar a probabilidade de que aquelas espécies que serão protetoras mais eficazes sejam atraídas e mantidas nas plantas; o que não elimina a ampla visitação observada nos nectários extraflorais, realizada por diversos insetos (CARROLL & JANZEN 1973; SCHEMSKE 1980, 1982; STEPHENSON 1982).

Alguns estudos detalhados mostram freqüentemente que algumas espécies de formigas são mais eficientes que outras em proteger as plantas. Exemplo disto é o trabalho realizado por HORVITZ & SCHEMSKE (1984) com oito espécies de formigas associadas a *Calathea ovandensis* (Marantaceae), as quais diferem grandemente na magnitude dos seus efeitos benéficos na produção de sementes. Trabalho semelhante foi desenvolvido em *Inga densiflora* e *Inga punctata* (Leguminosae) por KOPTUR (1984).

Segundo revisão de KOPTUR (1992), alguns trabalhos têm correlacionado a abundância de plantas com nectários extraflorais em lugares com abundância ou atividade de formigas; sendo que em geral, são encontradas poucas plantas com nectários extraflorais em áreas com poucas ou nenhuma formiga; isto também é confirmado por AGRAWAL & RUTTER (1998).

Para BENTLEY (1976), a proteção realizada pelas formigas é mais efetiva em habitats perturbados, onde a densidade de formigas forrageiras é maior, sendo que plantas possuindo nectários extraflorais são mais abundantes nestes ambientes. Alguns distúrbios, como fogo, podem reduzir a abundância de formigas, o que reduz os níveis de proteção, alterando a freqüência de plantas com nectários extraflorais.

Isto sugere que a distribuição de plantas com nectários extraflorais é em parte uma consequência da presença de formigas forrageiras e que a atividade destas é em parte uma resposta, comportamental se não evolutiva, para a distribuição das plantas com nectários.

Quando as formigas encontram as fontes de néctar elas podem apresentar uma variedade de respostas: comer, coletar, recrutar companheiras e proteger esta fonte. Algumas espécies são forrageadoras solitárias, e quando encontram néctar extrafloral podem utilizá-lo até saciarem-se. Caso elas encontrem outros insetos durante este evento podem apresentar ou não agressividade. Operárias de algumas espécies defendem a planta inteira, patrulhando-a, assim que descobrem a fonte de néctar, retornando ao ninho, marcando trilhas de cheiro e recrutando outras (KOPTUR 1992).

A composição química do néctar também pode ser considerada como uma adaptação para atrair animais específicos que se alimentarão dele. Os açúcares, principais componentes do néctar, são variáveis; os aminoácidos também, sendo que parecem estar igualmente envolvidos na preferência dos animais pelo néctar. As formigas, por exemplo, demonstram preferência por néctar com altos índices de açúcares (BENTLEY 1976; FOWLER *et al.* 1991; FRIEND 1958; KOPTUR 1979).

De acordo com KOPTUR (1992), no néctar extrafloral da maioria das plantas, não há todos os aminoácidos essenciais, sendo que isto pode ter evoluído para assegurar a presença de certos tipos de insetos, porém evitando que estes sejam dependentes exclusivamente do néctar. Sabe-se, por exemplo, que quando algumas espécies de formigas não são supridas com todos os aminoácidos que necessitam, tornam-se mais agressivas no seu patrulhamento e na busca de presas.

A relação entre as formigas e as plantas com nectários extraflorais, em alguns casos, é tão evidente, que a mera presença das formigas pode reduzir a abundância de outros insetos na planta (BENTLEY 1977a), como o que ocorre com a borboleta *Eunica bechina* (Lepidoptera: Nymphalidae), cujas fêmeas evitam ovipositar em plantas que tenham formigas (FREITAS & OLIVEIRA 1996).

A produção de néctar extrafloral é análoga à produção de compostos químicos secundários pelas plantas, os quais afetam a herbivoria, sendo que a produção do néctar extrafloral, em algumas espécies, é de baixo custo, o que sugere que o néctar sendo utilizado como mecanismo de anti-herbivoria é tão econômico quanto à produção de algumas substâncias secundárias. Porém, evolutivamente, parece que o néctar extrafloral é mais efetivo, pois pode ser mais difícil para os herbívoros defenderem-se da ação agressiva das formigas do que das substâncias químicas (McLAIN 1983), sendo que a proteção efetiva das substâncias químicas somente é fornecida após o herbívoro ter causado algum dano na planta (KOPTUR 1984).

1.3.3 Casos específicos

Um exemplo da especialização de herbívoros frente aos nectários extraflorais é o caso da *Cydia* spp (Lepidoptera), a qual explora a proteção das formigas. Em plantas com formigas, estas mariposas acabam sendo protegidas de suas vespas parasitóides (*Scambus planatus* e *Campoplex punctulatus* (Hymenoptera: Vespidae)), podendo assim suas larvas se desenvolverem e causarem danos à planta hospedeira. Isto faz com que os locais onde estes herbívoros estejam presentes, a proteção fornecida pelas formigas torne-se um problema para a planta. Sendo assim, os benefícios que a planta obtém a partir dos

nectários extraflorais podem variar de local para local e dependem da combinação entre as formigas e outros agentes protetores e os herbívoros presentes (KOPTUR & LAWTON 1988).

FREITAS & OLIVEIRA (1992, 1996), trabalhando com *E. bechina*, observaram que esta espécie desenvolveu diversas estratégias para driblar as defesas da sua hospedeira *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae), uma planta que apresenta nectários extraflorais. As larvas desta espécie, quando estabelecidas constroem estruturas nas margens das folhas, onde elas ficam penduradas e assim protegidas do ataque das formigas. No caso de serem atacadas, regurgitam um fluido sobre as agressoras, o que deixa estas muito perturbadas, procurando limpar-se. Porém, mesmo com estas estratégias, os autores demonstraram que a mortalidade das larvas aumenta com a presença das formigas, sendo que a predação realizada pelas formigas diminui com o aumento do tamanho da lagarta.

Embora os nectários extraflorais presentes nas brácteas da *C. ovandensis* (Marantaceae) atraem formigas que detenham dípteros predadores das suas sementes, há um herbívoro especializado, *Eurybia elvina* (Lepidoptera), o qual é “cuidado” pelas formigas e pode comer sem ser molestado nas inflorescências (HORVITZ & SCHEMSKE 1984).

Neste contexto de especialização para defender-se do ataque das formigas, alguns herbívoros podem regurgitar sucos tóxicos retirados da hospedeira quando perturbados; outros ainda alimentam-se da hospedeira internamente na folha e ali também são protegidos do ataque das formigas (LAWTON & HEADS 1984).

1.3.4 Passifloráceas, formigas e herbívoros

Segundo TURNER (1981), as passifloráceas evoluíram algumas linhas de defesas contra os herbívoros, uma delas foi o desenvolvimento de nectários extraflorais, os quais atrairiam as formigas, que por conseguinte predariam os ovos, larvas e pupas de alguns lepidópteros.

De acordo com trabalhos realizados por SMILEY (1985, 1986), a presença de formigas atraídas pelos nectários extraflorais das passifloráceas acarreta grande mortalidade de herbívoros, como das larvas de heliconíneos (*Heliconius ismenius* e *Heliconius melpomene* (Lepidoptera: Nymphalidae)), confirmando assim, uma função protecionista para os nectários extraflorais destas plantas. Estes nectários podem até mesmo atrair himenópteros parasitóides de ovos. Esta pressão seletiva faz com que as fêmeas destes heliconíneos selecionem de forma cada vez mais cuidadosa o local de oviposição (TURNER 1981).

JANZEN (1972), utilizando *Barteria fistulosa* (Passifloraceae), observou que as plantas que apresentam formigas, como as da espécie *Pachysima aethiops* (Hymenoptera: Formicidae), apresentam mais folhas, mais ramos, mais folhas por ramos e menos dano nos brotos em relação a plantas que não apresentam formigas, confirmando a idéia protecionista.

SMILEY (1986), trabalhando com *Passiflora vitifolia* e *Passiflora quadrangularis*, observou que em plantas com uma maior quantidade de formigas, havia uma taxa muito maior de mortalidade das larvas de *H. ismenius*. As fêmeas desta espécie parecem evitar até mesmo ovipositar em plantas com formigas. Em campo, as fêmeas preferem ovipositar em *P. quadrangularis*, sendo que nesta espécie há uma menor quantidade de formigas em relação à *P. vitifolia*.

As larvas de heliconíneos, porém, adquiriram mecanismos de defesa contra o ataque das formigas, podendo proteger-se nas gavinhas ou em segmentos de folhas isolados (BENSON *et al.* 1976), à semelhança do observado por FREITAS & OLIVEIRA (1992) para outros ninfalídeos.

2 INFLUÊNCIA DA VARIAÇÃO NUMÉRICA DOS NECTÁRIOS EXTRAFLORAIS DE *Passiflora suberosa* LINNAEUS (PASSIFLORACEAE) NA FAUNA DE FORMICÍDEOS ASSOCIADA¹

2.1 Abstract

Passiflora suberosa leaves show great variation on shape and on number of extrafloral nectaries. We determine the variation on leaf shape occurring on six *P. suberosa* population in Rio Grande do Sul State. The extrafloral nectaries presented on leaves were counted, described from a general perspective, and their variation regarding location among leaves was quantified. Twice a month, from October 2001 to February 2002, the corresponding nectar production was determined in relation to leaf age and presence of ants. These were identified to genus level. Their abundances while feeding on *P. suberosa* nectaries were estimated simultaneously to determination of variation in number of extrafloral nectaries on plants. To test for the role of extrafloral nectaries regarding ant attraction for plants, an experiment was carried out, adopting the following treatments: 1) intact extrafloral nectaries on petiole and leaf blade; 2) intact extrafloral nectaries on petiole and those of leaf blade cut out; 3) extrafloral nectaries on both petiole and leaf blade cut out. A total of six forms of *P. suberosa* leaves were found, varying from tri- to unilobulated leaf blades. A single type predominated in a giving site, the predominant type varying among localities. Besides the typical elevated extrafloral nectaries that exist on *P. suberosa* petiole, and that were constant in number per leaf, there were also up to six extrafloral nectaries, of the flattened type, located on the abaxial surface of leaf²

¹Artigo submetido para publicação na Revista Brasileira de Zoologia (normas no apêndice 1)

blades. Such a variation was not related to variation on leaf shape. Seven genera of ants were presented feeding on *P. suberosa* extrafloral nectaries, mostly belonging to *Crematogaster* Lund. They were found in a higher frequency on young leaves, near the terminal bud of *P. suberosa* shoots, where nectar production per extrafloral nectary was greatest. There was a significant increase in the number of ants on *P. suberosa* plants with a numerical increase of extrafloral nectaries per plant. In the experimental design, plants with intact extrafloral nectaries on leaf blades had the greatest presence of ants. Since *Heliconius erato*, one of the most important *P. suberosa* herbivore in the larval stage, lays eggs selectively on the terminal portion of young shoots, we inferred that the existence of additional extrafloral nectaries on leaves of *P. suberosa* in Rio Grande do Sul may be adaptive. It remains to be tested either if females avoid oviposition on shoots when ants are present or they prey upon *H. erato* eggs and/or larvae.

2.2 Introdução

Os nectários extraflorais são estruturas vegetativas presentes em muitas plantas, os quais não se associam diretamente com o fenômeno da polinização (BENTLEY 1976). Podem ser definidos como glândulas localizadas no tecido vegetativo, que secretam principalmente açúcares e aminoácidos (DURKEE 1982; McLAIN 1983). Em passifloráceas, estão presentes principalmente nas folhas e diferem quanto ao número, tipo, tamanho, formato e localização entre as diferentes espécies (DURKEE 1982).

Muitos trabalhos envolvendo nectários extraflorais têm focado sua possível função de atrair insetos, principalmente formigas, as quais agiriam como protetoras das plantas contra seus herbívoros, em troca do néctar extrafloral por elas produzido (BENTLEY 1976; KOPTUR 1992). Contudo, poucos trabalhos a este respeito têm sido desenvolvidos com passifloráceas, como por exemplo JANZEN (1972), McLAIN (1983) e SMILEY (1985, 1986). Em estudos desenvolvidos com passifloráceas e heliconíneos, observou-se a ação protetora das formigas em relação às primeiras. Em sua maioria, sugerem que a presença de formigas nas hospedeiras acarreta maior mortalidade das larvas de heliconíneos, e em alguns casos, até mesmo ausência de oviposição (SMILEY 1985, 1986).

Para entendermos melhor o papel das formigas frente às passifloráceas no Estado do Rio Grande do Sul, foi empreendido este estudo com *Passiflora suberosa* Linnaeus. Esta é uma das passifloráceas mais abundantes na região, sendo popularmente conhecida como maracujá-de-cortiça (SACCO 1980), não tendo sido explorada do ponto de vista da caracterização detalhada e funcionalidade de seus nectários extraflorais. É uma das plantas hospedeiras preferenciais das larvas de *Heliconius erato phyllis* (Lepidoptera: Nymphalidae) (KERPEL 1999; PÉRICO

1995), como também de *Dryas iulia* (Lepidoptera: Nymphalidae), conforme PÉRICO & ARAÚJO (1991). De acordo com MUGRABI-OLIVEIRA & MOREIRA (1996a, b), as fêmeas de *H. erato phyllis* selecionam para ovipositar os ramos com a região apical intacta, de maior tamanho e desprovidos de coespecíficos. Acredita-se assim que elas também evitam ovipositar em plantas que apresentam formigas em seus ramos.

Com o presente estudo, procuramos: 1) determinar a variação no formato das folhas de *P. suberosa* em diferentes populações no Estado do Rio Grande do Sul; 2) caracterizar morfologicamente os nectários extraflorais e determinar sua localização nas folhas; 3) determinar a variação numérica dos nectários extraflorais; além da análise quantitativa do néctar extrafloral por eles produzidos; 4) identificar os gêneros de formigas que os visitam para alimentarem-se; 5) quantificar a frequência de visitas aos nectários extraflorais em relação à posição da folha no ramo e à variação numérica de nectários extraflorais por planta.

2.3 Material e métodos

2.3.1 Caracterização do formato das folhas de *P. suberosa*

Para a caracterização do formato das folhas de *P. suberosa*, foram realizadas, durante os meses de setembro e outubro de 2001, coletas de ramos em seis populações: Instituto de Pesquisas Hidráulicas/Universidade Federal do Rio Grande do Sul (IPH/UFRGS) e Jardim Botânico – Porto Alegre, Horto Florestal Barba Negra - Barra do Ribeiro, Estação Ecológica de Maquiné - Maquiné, Estação Experimental Águas Belas e Parque Estadual de Itapuã - Viamão.

Em cada área amostrada, com base em um transecto de 50 metros de extensão, foram coletados 30 ramos, com no mínimo 10 folhas, de plantas diferentes. Na Estação Ecológica de Maquiné, devido à baixa densidade de plantas,

coletou-se somente 11 ramos. As plantas foram sorteadas usando-se uma tabela de números aleatórios. Os ramos foram acondicionados em sacos plásticos e trazidos para o Laboratório de Morfologia e Comportamento de Insetos da UFRGS, onde foram fixados em F.A.A. (formol 40%, ácido acético glacial, álcool 50%; na proporção de 5: 5: 90, respectivamente). Utilizando-se uma lupa Spencer[®], as 10 primeiras folhas dos ramos foram analisadas quanto ao formato. Para tanto, elas foram identificadas de acordo com a posição no ramo (folha 1, 2, 3, ...), sendo considerada a folha um a mais próxima da região apical. A posição reflete em ordem crescente a idade da folha, já que o meristema de crescimento se localiza na região apical (ver MUGRABI-OLIVEIRA & MOREIRA 1996b).

A análise preliminar revelou seis formatos foliares básicos: (bilobado; trilobado, com o lobo central menor que os demais; trilobado, com os três lobos de tamanhos semelhantes; trilobado, com o lobo central maior que os demais; bilobado, com o lobo central maior; unilobado) (Figura 1). Estes formatos foram utilizados como modelo para a determinação da variação na forma entre as populações amostradas.

Após estes procedimentos, as folhas foram agrupadas por idade e preservadas em álcool 70%.

Figura 1. Representação esquemática dos formatos foliares de *P. suberosa*, encontrados nas seis populações amostradas neste estudo, no período de setembro a outubro de 2001 (Estação Ecológica de Maquiné -Maquiné (n = 110), Instituto de Pesquisas Hidráulicas/IPH/UFRGS e Jardim Botânico – Porto Alegre, Horto Florestal Barba Negra - Barra do Ribeiro, Estação Experimental Águas Belas e Parque Estadual de Itapuã – Viamão (n = 300)). **A**, bilobado; **B**, trilobado, com o lobo central menor que os demais; **C**, trilobado, com os três lobos de tamanhos semelhantes; **D**, trilobado, com o lobo central maior que os demais; **E**, bilobado, com o lobo central maior; **F**, unilobado.

2.3.2 Caracterização e variação numérica dos nectários extraflorais

Para a caracterização morfológica dos nectários extraflorais utilizou-se microscopia eletrônica de varredura (MEV). Parte do tecido foliar contendo nectários extraflorais (n = 10) foram fixados em F.A.A. e desidratados em aparelho de ponto crítico (Bal-Tec[®] - CPD 030). A seguir, foram montados com fita dupla-face sobre suportes metálicos, metalizados com ouro em metalizador Balzers Union[®], e assim visualizados e fotografados em um microscópio eletrônico de varredura (JEOL[®] JSM 5800), pertencente ao Centro de Microscopia Eletrônica da UFRGS.

Para a determinação da variação numérica dos nectários extraflorais, as folhas preservadas foram individualmente observadas sob lupa Spencer[®] com ocular micrométrica, anotando-se o número de nectários extraflorais, a posição dos mesmos nas folhas e as medidas correspondentes ao diâmetro destes.

2.3.3 Caracterização quantitativa do néctar extrafloral

A análise do volume de néctar produzido por *P.suberosa* foi realizada com amostragens quinzenais (janeiro a fevereiro de 2002; cinco ocasiões de amostragem), analisando-se da primeira folha (mais próxima da região apical) até a décima folha do ramo de cada planta (n = 20). Esta população corresponde ao passifloreto existente no Departamento de Zoologia no Campus do Vale/UFRGS, sendo as plantas utilizadas selecionadas aleatoriamente.

As coletas de néctar obedeceram ao protocolo apresentado por DAFNI (1992), o qual baseia-se em comprimir o nectário extrafloral sobre recortes de papel para cromatografia (papel de Whatman, número um). Os recortes correspondentes, manchados pelo néctar, foram trazidos para o Laboratório de Morfologia e

Comportamento de Insetos da UFRGS, onde foi medido sob lupa o maior diâmetro formado pela gota de néctar. A seguir, converteu-se o valor obtido para volume, a partir de uma tabela própria, conforme DAFNI (1992).

2.3.4 Fauna de formigas associada aos nectários extraflorais de *P. suberosa*

Para realizar a identificação dos gêneros de formigas encontradas nos nectários extraflorais de *P. suberosa*, foram realizadas visitas quinzenais (outubro de 2001 a fevereiro de 2002; 10 ocasiões de amostragens) à população de *P. suberosa*, localizada no Instituto de Pesquisas Hidráulicas/UFRGS. Por um período de duas horas, com relação a 20 plantas selecionadas aleatoriamente, foram coletadas as formigas que estivessem se alimentando nos nectários extraflorais dos ramos correspondentes. Estas foram colocadas em tubos do tipo *ependorf* e fixadas em álcool 70%, sendo identificada a posição da folha no ramo. A identificação das formigas, até gênero, foi realizada no Laboratório de Morfologia e Comportamento de Insetos da UFRGS, de acordo com BOLTON (1995).

Para avaliar a freqüência de visitas por formigas, frente à variação numérica de nectários extraflorais, foram realizadas visitas quinzenais (janeiro a fevereiro de 2002; cinco ocasiões de amostragens) à população de *P. suberosa* localizada no Instituto de Pesquisas Hidráulicas/UFRGS. Com relação a 20 plantas sorteadas aleatoriamente, nas ocasiões de coleta, foram anotados o número de nectários extraflorais da primeira à décima folha dos ramos, conforme os critérios de idade descritos anteriormente. As formigas que estivessem se alimentando foram coletadas e separadas em tubos do tipo *ependorf*, por planta.

As formigas coletadas foram trazidas para o Laboratório de Morfologia e Comportamento de Insetos da UFRGS, sendo identificadas conforme estudo anterior.

2.3.4.1 Delineamento experimental

Para determinar se as formigas visitam igualmente plantas com maior ou menor número de nectários extraflorais, foi realizado um experimento em dois locais: Instituto de Pesquisas Hidráulicas/IPH – UFRGS e Departamento de Zoologia/DZ/IB – UFRGS (março e abril de 2002; seis ocasiões de amostragens), composto de três tratamentos (sete repetições por tratamento). Os tratamentos foram constituídos de 1) plantas com os nectários extraflorais de suas folhas intactos, 2) plantas com as 10 primeiras folhas tendo os nectários extraflorais do limbo extirpados com estilete e 3) plantas com as 10 primeiras folhas tendo os nectários extraflorais do limbo e do pecíolo extirpados com estilete.

Nos dois locais, foram realizadas visitas quinzenais, com duração de duas horas cada. As formigas encontradas nos ramos das plantas utilizadas foram coletadas. Estas foram levadas para o Laboratório de Morfologia e Comportamento de Insetos da UFRGS e identificadas como descrito anteriormente. À medida que os ramos cresciam, as folhas novas, eventualmente presentes nos tratamentos 2 e 3 tinham os nectários extraflorais extirpados, de acordo com os respectivos procedimentos.

2.3.6 Análise estatística

As distribuições dos dados referente à ocorrência e diâmetro dos nectários extraflorais no limbo foliar, e também pecíolo no caso do diâmetro, de *P. suberosa* nas populações amostradas foram testadas quanto à normalidade e homocedasticidade das variâncias pelos testes de Kolmogorov-Smirnov e Barlett, respectivamente. Os resultados obtidos não apresentaram normalidade, sendo aplicado o teste não-paramétrico de Kruskal-Wallis, seguido de testes múltiplos de Dunn.

As relações existentes entre volume de néctar, número de nectários extraflorais, idade de folha e taxa de visitação por formigas foram testadas aplicando-se análise de regressão, seguida do teste F de Fisher.

A presença de formigas nos nectários extraflorais de *P. suberosa* no delineamento experimental foi comparada por uma análise de variância, um fator seguida por testes múltiplos de Tukey.

Os testes paramétricos e não-paramétricos seguiram procedimentos descritos em SOKAL & ROHLF (1981) e CONOVER (1980), respectivamente.

2.4 Resultados

2.4.1 Caracterização do formato das folhas de *P. suberosa*

Quanto ao formato das folhas de *P. suberosa* no total de populações amostradas, foram encontrados os seis tipos básicos pré-estipulados (Figura 1). Ou seja, nem todos os formatos estiveram presentes em uma dada população. Os formatos predominantes foram: o trilobado, com os três lóbulos de tamanhos semelhantes (tipo **C**) e o trilobado, com o lóbulo central maior que os demais (tipo

D). A população do Horto Florestal Barba Negra apresentou diversas plantas com folhas tendendo ao tipo unilobado (tipo **F**) (Figura 2).

2.4.2 Caracterização e variação numérica dos nectários extraflorais

Foram encontrados além dos nectários extraflorais presentes no pecíolo (constantemente em número de dois), também no limbo. Estes últimos, variaram numericamente entre um e cinco por folha, podendo ocorrer individualmente no lóbulo esquerdo e/ou direito. Ainda, em número de um a três, no lóbulo central (Figura 3). Não houve indicativos de que esta variação estivesse relacionada à forma da folha de *P. suberosa*.

Na microscopia eletrônica de varredura, os nectários extraflorais do pecíolo apresentaram forma de taça (Figura 4A e E), com borda proeminente e região central deprimida (Figura 4C). Os nectários extraflorais do limbo apresentaram forma discóide e aplainada, levemente elevados em relação ao limbo foliar (Figura 4B, D e F).

O diâmetro dos nectários extraflorais do pecíolo nas folhas de *P. suberosa* nas populações amostradas variou de 0,75 a 1,0 mm e dos nectários extraflorais do limbo variou de 0,3 a 0,56 mm. Entre as populações analisadas, o diâmetro dos nectários extraflorais do limbo não variou significativamente (Kruskal-Wallis $\alpha > 0,05$), exceto com relação à população da Estação Ecológica de Maquiné, cujo número de folhas com nectários extraflorais no limbo foi muito pequeno, e dessa forma não sendo considerado nas análises. O diâmetro dos nectários extraflorais do pecíolo, excetuando-se a população da Estação Ecológica de Maquiné que não foi considerada na análise, variou significativamente. Os maiores valores foram

Figura 2. Frequência relativa de folhas de *P. suberosa* com os tipos foliares: **A**, bilobado; **B**, trilobado, com o lobo central menor que os demais; **C**, trilobado, com os três lobos de tamanhos semelhantes; **D**, trilobado, com o lobo central maior que os demais; **E**, bilobado, com o lobo central maior; **F**, unilobado. Ramos coletados no período de setembro a outubro de 2001. MAQ: Estação Ecológica de Maquiné - Maquiné, FZB: Jardim Botânico – Porto Alegre, ITA: Parque Estadual de Itapuã - Viamão, BAN: Horto Florestal Barba Negra – Barra do Ribeiro, IPH: Instituto de Pesquisas Hidráulicas/UFRGS – Porto Alegre e AGB: Estação Experimental Águas Belas - Viamão (n_0 = folhas, n_1 = ramos).

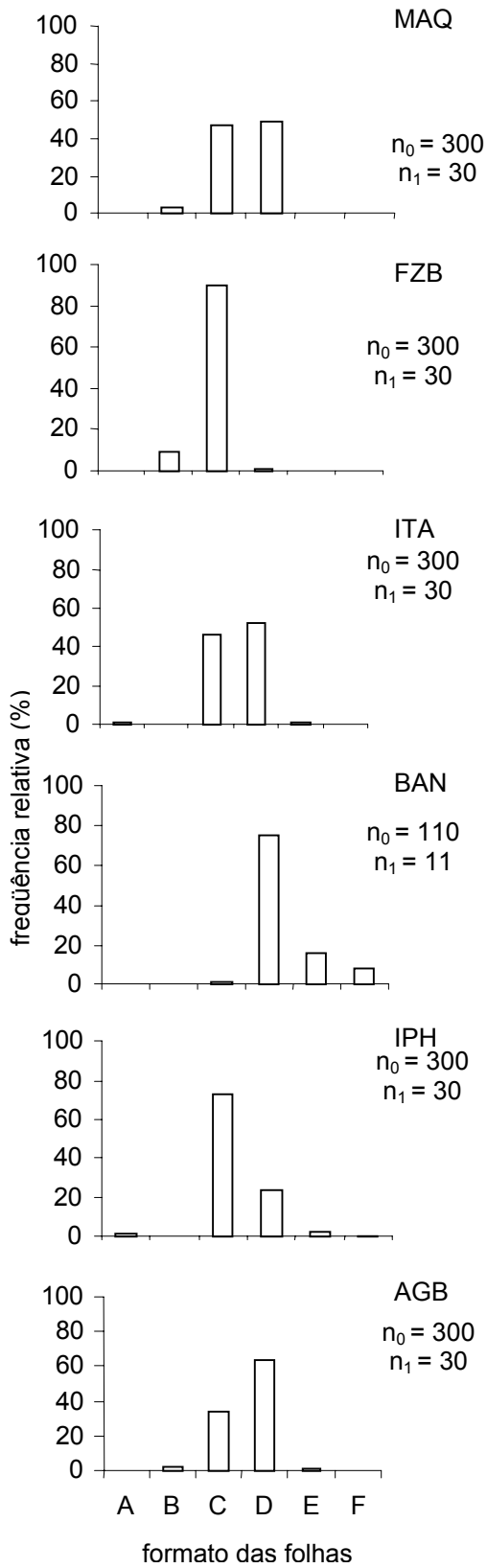
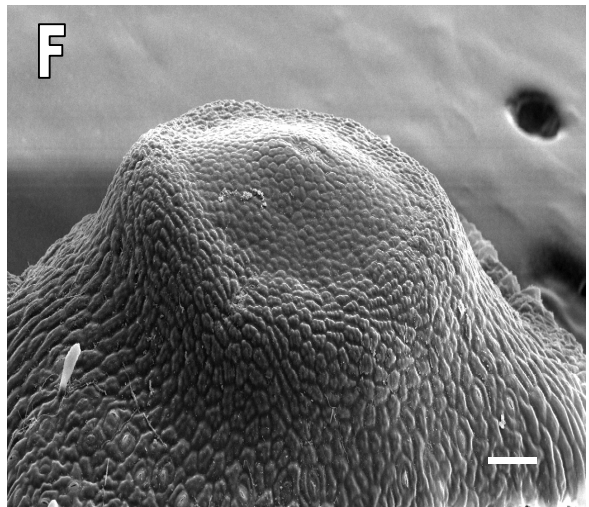
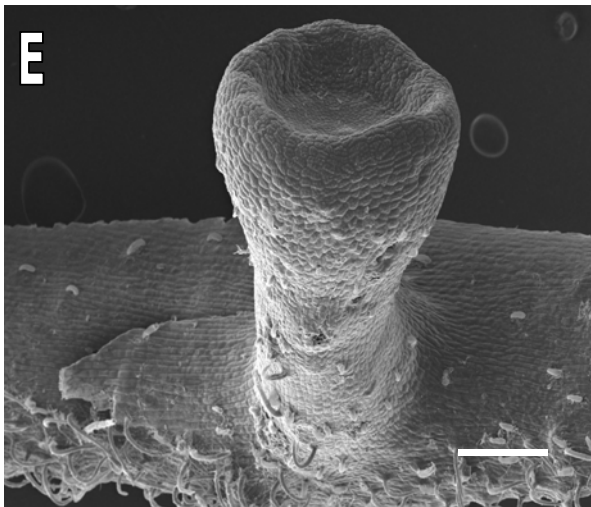
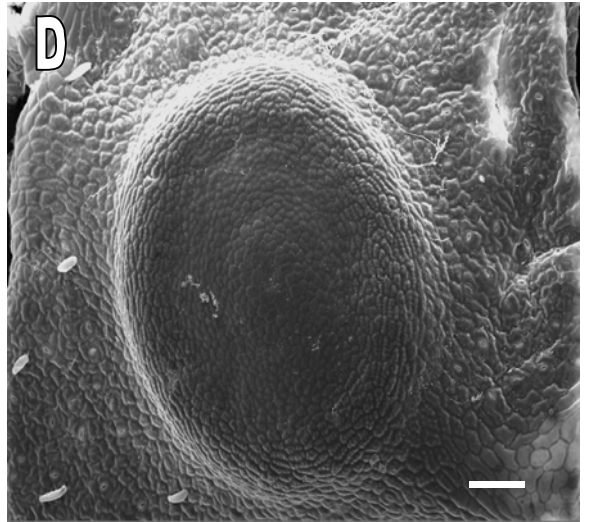
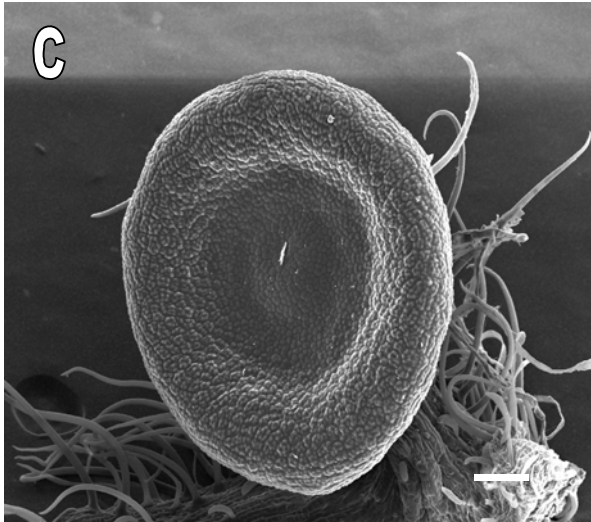
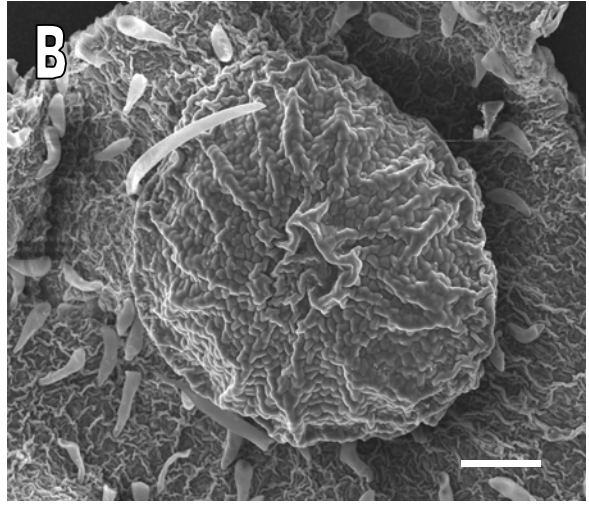
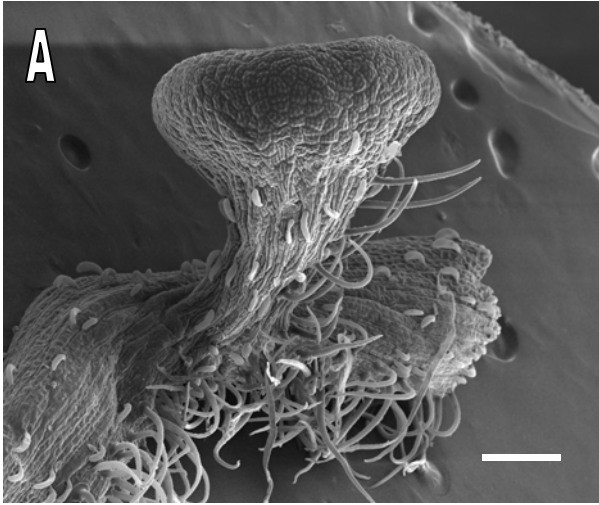


Figura 3. Representação esquemática da disposição dos nectários extraflorais (setas) do pecíolo e do limbo nas folhas de *P. suberosa* encontrada nas populações amostradas (setembro a outubro de 2001) (Estação Ecológica de Maquiné - Maquiné (n = 110), Jardim Botânico e Instituto de Pesquisas Hidráulicas/UFRGS - Porto Alegre, Parque Estadual de Itapuã e Estação Experimental Águas Belas -Viamão, Horto Florestal Barba Negra – Barra do Ribeiro (n = 300)).

Figura 4. Micrografias dos nectários extraflorais do pecíolo e limbo da folha um e dez de *P. suberosa* em microscopia eletrônica de varredura (folha um, não expandida, mais próxima da região apical do ramo). **A**, vista lateral do nectário extrafloral do pecíolo da folha um; **B**, vista dorsal do nectário extrafloral do limbo da folha um; **C**, vista dorsal do nectário extrafloral do pecíolo da folha um; **D**, vista dorsal do nectário extrafloral do limbo da folha 10; **E**, vista látero-dorsal do nectário extrafloral do pecíolo da folha 10; **F**, vista látero-dorsal do nectário extrafloral do limbo da folha 10. Amostras coletadas no Instituto de Pesquisas Hidráulicas/UFRGS – Porto Alegre, no mês de setembro de 2001. Barras correspondem a 100 μm para **B**, **D**, **F** e 200 μm para **A**, **C**, **E**.



encontrados para a população do Jardim Botânico, e os menores para a população do Parque Estadual de Itapuã, os quais diferiram estatisticamente. As demais populações analisadas tiveram valores intermediários (teste de Kruskal-Wallis, $\alpha = 0,05$; testes múltiplos de Dunn, $\alpha = 0,05$; Figura 5).

Os nectários extraflorais do pecíolo mostraram-se presentes em todas as populações amostradas, ocorrendo em todas as folhas analisadas. Os do limbo foram encontrados em todas as populações, porém com maior frequência nas folhas da população do Parque Estadual de Itapuã e do Instituto de Pesquisas Hidráulicas/UFRGS. Na Estação Ecológica de Maquiné, apenas duas folhas de um total de 110 folhas analisadas apresentaram nectários extraflorais no limbo (Figura 6). De fato, aqueles foram os locais que apresentaram maior quantidade de nectários extraflorais no limbo por ramo (teste de Kruskal-Wallis, $\alpha = 0,05$; testes múltiplos de Dunn, $\alpha = 0,05$). Também, a população da Estação Ecológica de Maquiné apresentou o menor número de nectários extraflorais no limbo por ramo, juntamente com as populações do Horto Florestal de Barba Negra e da Estação Experimental Águas Belas (teste de Kruskal-Wallis, $\alpha = 0,05$; testes múltiplos de Dunn, $\alpha = 0,05$; Figura 7).

Corroborando as informações acima, a Figura 8 mostra que as populações do Parque Estadual de Itapuã e do Instituto de Pesquisas Hidráulicas/UFRGS apresentaram maior número de nectários extraflorais no limbo por folha. Do mesmo modo, a população da Estação Ecológica de Maquiné apresentou o menor número de nectários extraflorais no limbo por folha.

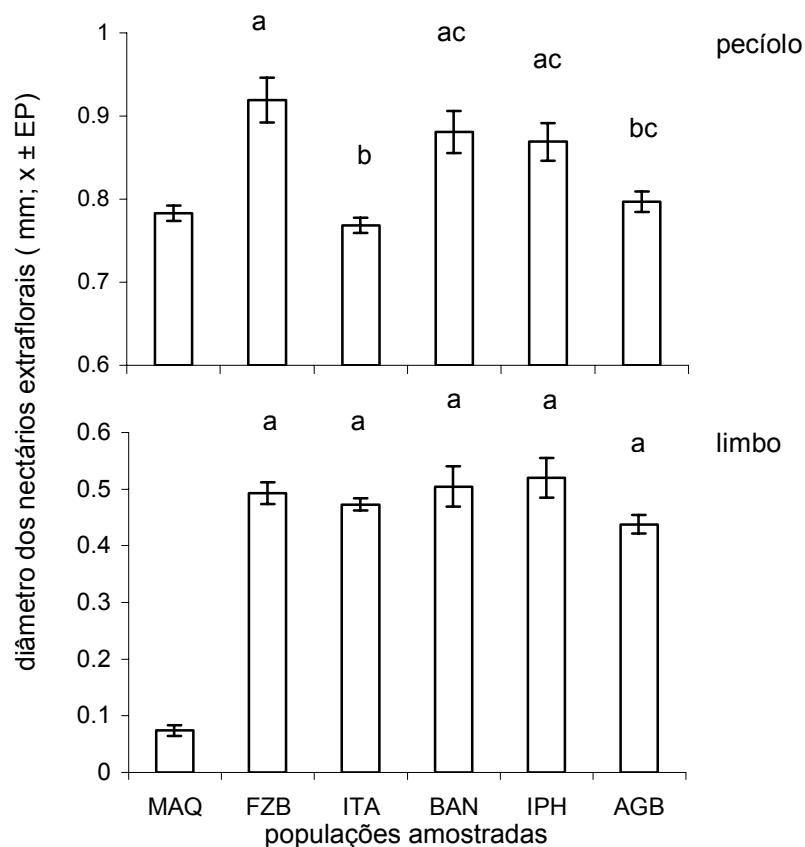


Figura 5. Variação no diâmetro dos nectários extraflorais do pecíolo e limbo das folhas de *P. suberosa* nas populações amostradas (MAQ: Estação Ecológica de Maquiné - Maquiné (n = 110), FZB: Jardim Botânico - Porto Alegre, ITA: Parque Estadual de Itapuã - Viamão, BAN: Horto Florestal Barba Negra – Barra do Ribeiro, IPH: Instituto de Pesquisas Hidráulicas/UFRGS – Porto Alegre e AGB: Estação Experimental Águas Belas - Viamão (n = 300)), durante o período de setembro a outubro de 2001. Barras sobre as colunas representam o erro padrão. Colunas seguidas de letras distintas diferem estatisticamente (teste não-paramétrico Kruskal-Wallis, alfa = 0,05; testes múltiplos de Dunn, alfa = 0,05).

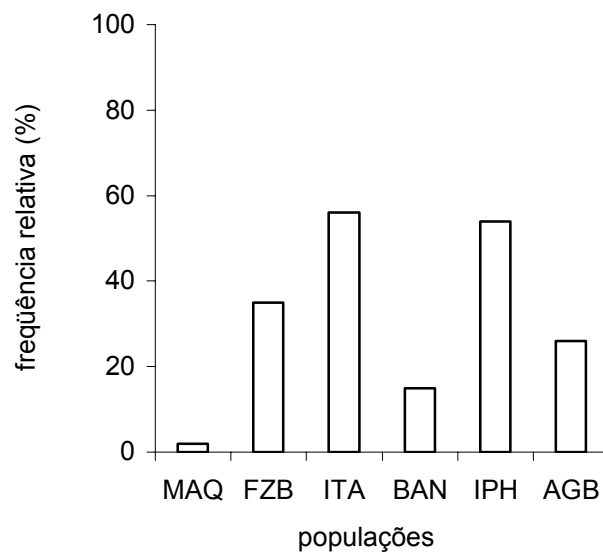


Figura 6. Frequência relativa de folhas, em cada população de *P. suberosa* amostrada (setembro a outubro de 2001), que apresentaram um ou mais nectários extraflorais no limbo (MAQ: Estação Ecológica de Maquiné - Maquiné (n = 110), FZB: Jardim Botânico - Porto Alegre, ITA: Parque Estadual de Itapuã - Viamão, BAN: Horto Florestal Barba Negra - Barra do Ribeiro, IPH: Instituto de Pesquisas Hidráulicas/UFRGS - Porto Alegre e AGB: Estação Experimental Águas Belas - Viamão) (n = 300).

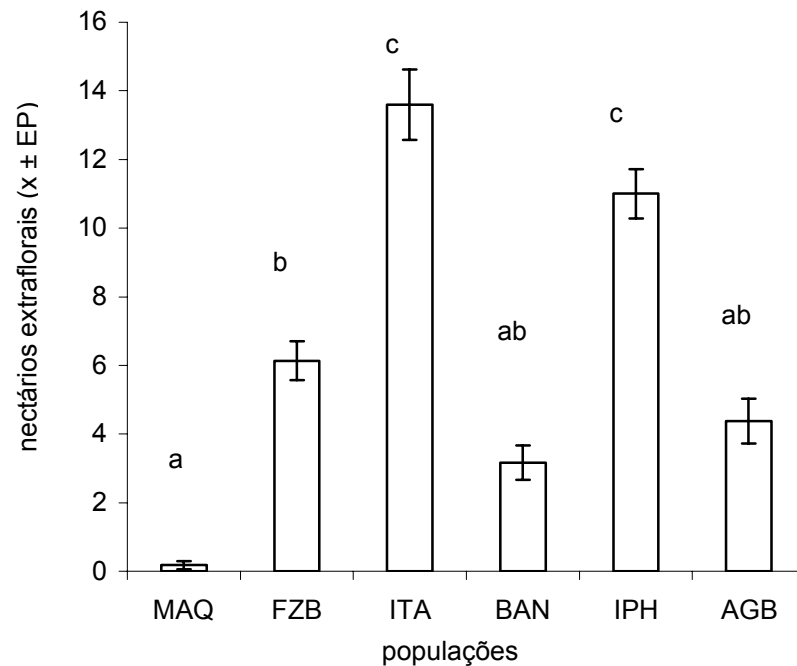
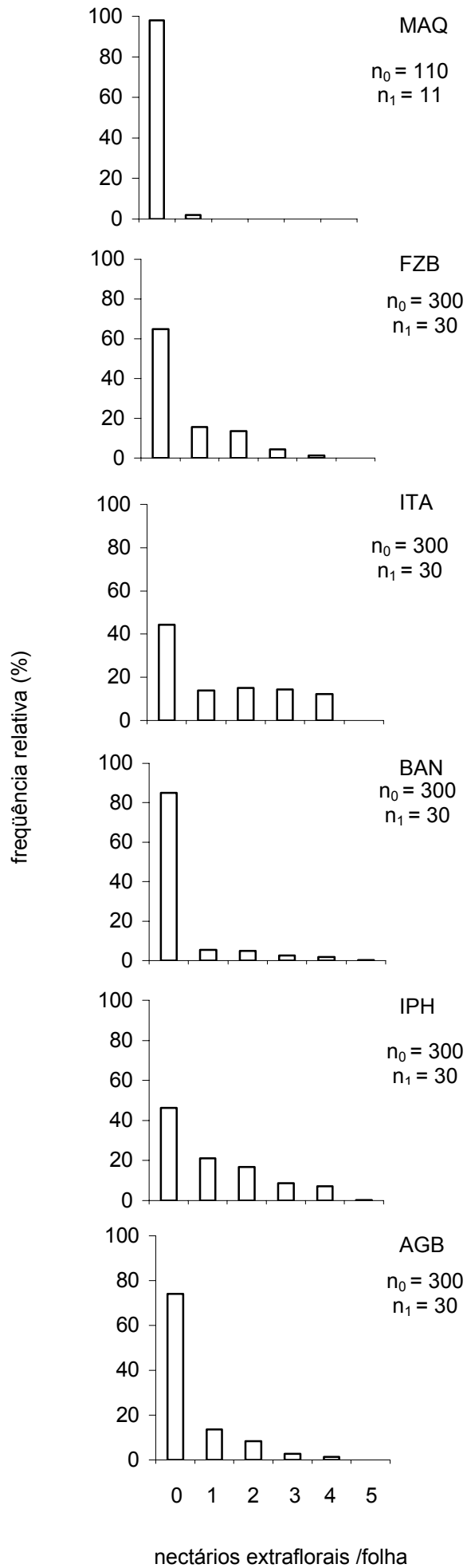


Figura 7. Variação na quantidade de nectários extraflorais no limbo, nas 10 folhas apicais dos ramos em populações de *P. suberosa* (setembro a outubro de 2001): MAQ: Estação Ecológica de Maquine - Maquiné (n = 110), FZB: Jardim Botânico – Porto Alegre, ITA: Parque Estadual de Itapuã - Viamão, BAN: Horto Florestal Barba Negra Barra do Ribeiro, IPH: Instituto de Pesquisas Hidráulicas/UFRGS – Porto Alegre e AGB: Estação Experimental Águas Belas - Viamão (n = 300). Barras sobre as colunas representam o erro padrão. Colunas seguidas de letras distintas diferem estatisticamente (teste não-paramétrico Kruskal-Wallis alfa = 0,05; testes múltiplos de Dunn, alfa = 0,05).

Figura 8. Frequência relativa de nectários extraflorais por folha de *P. suberosa*, nas populações amostradas (setembro a outubro de 2001): (MAQ: Estação Ecológica de Maquiné – Maquiné (n = 110), FZB: Jardim Botânico – Porto Alegre, ITA: Parque Estadual de Itapuã - Viamão, BAN: Horto Florestal Barba Negra – Barra do Ribeiro, IPH: Instituto de Pesquisas Hidráulicas/UFRGS – Porto Alegre e AGB: Estação Experimental Águas Belas - Viamão) (n₀ = folhas, n₁ = ramos).



2.4.3 Caracterização quantitativa do néctar extrafloral

O volume de néctar produzido pelos nectários extraflorais do pecíolo foi comparativamente desprezível. O volume total de néctar extrafloral de *P. suberosa* variou de 0,07 a 0,19 μl por planta analisada. O mesmo, variou de 0,03 a 0,19 μl por nectário extrafloral analisado. O volume de néctar extrafloral produzido esteve diretamente relacionado com o de nectários extraflorais existente em cada planta ($F = 1728,10$ e $p < 0,0001$; Figura 9).

2.4.4 Fauna de formigas associada aos nectários extraflorais de *P. suberosa*

Os gêneros de formigas encontrados nos ramos de *P. suberosa* foram: *Crematogaster* Lund, *Paratrechina* Motschoulsky, *Solenopsis* Westwood, *Pheidole* Westwood, *Camponotus* Mayr, *Brachymyrmex* Mayr, *Pseudomyrmex* Lund. Em todas as ocasiões de amostragens, o gênero *Crematogaster* foi predominante (Figura 10). De um total de 1970 formigas, 1339 eram do gênero *Crematogaster*. Não houve indicativo da existência de variação numérica entre os gêneros visitantes em relação à posição da folha no ramo ou ao número de nectários extraflorais por folha.

A frequência do total de formigas junto aos nectários extraflorais, presentes nas 10 folhas apicais de *P. suberosa*, em relação à posição da folha no ramo apresentou uma regressão linear negativa ($F = 21,226$ e $p = 0,0017$; Figura 11).

Quanto à frequência de formigas junto aos nectários extraflorais de *P. suberosa*, em relação ao número de nectários extraflorais existentes por planta, houve uma regressão linear positiva ($F = 42,543$ e $p < 0,0001$; Figura 12).

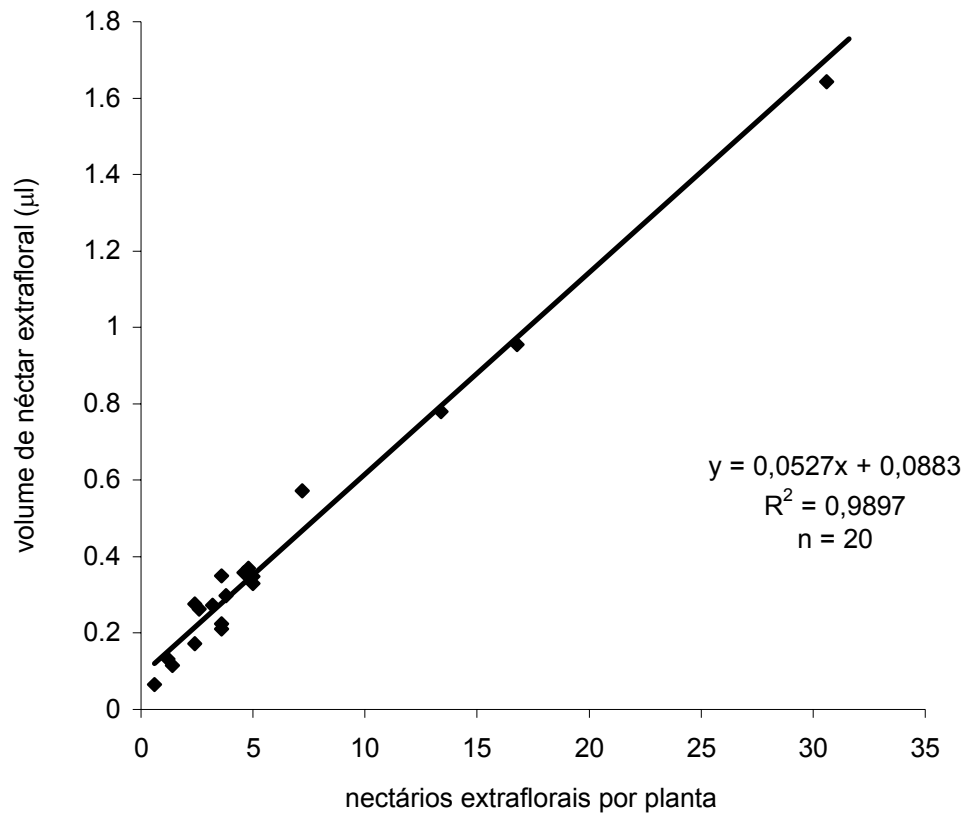


Figura 9. Regressão entre o número de nectários extraflorais por planta de *P. suberosa* e o volume de néctar extrafloral produzido, em observações quinzenais (janeiro a fevereiro de 2002; Departamento de Zoologia/UFRGS). Os pontos representam a média de néctar extrafloral por planta nas cinco ocasiões de amostragens (teste F de Fisher, alfa = 0,05).

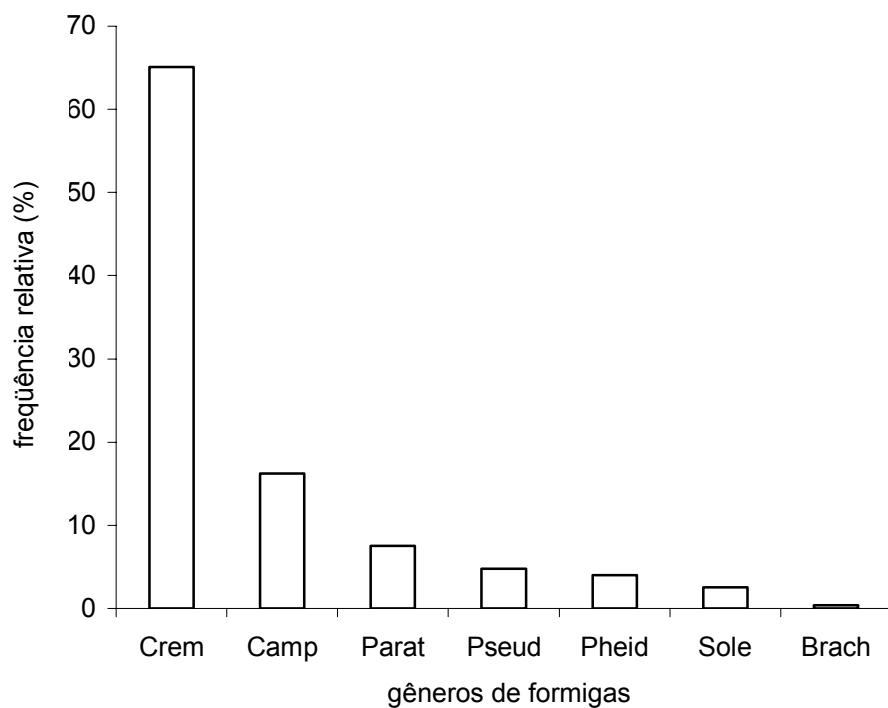


Figura 10. Frequência relativa dos gêneros de formigas encontradas nos ramos de 20 plantas de *P. suberosa*, em observações quinzenais (outubro de 2001 a fevereiro de 2002; 10 ocasiões de amostragens; Instituto de Pesquisas Hidráulicas/UFRGS). Crem: *Crematogaster* sp, Camp: *Camponotus* sp, Parat: *Paratrechina* sp, Pseud: *Pseudomyrmex* sp, Pheid: *Pheidole* sp, Sole: *Solenopsis* sp, Brach: *Brachimyrme* sp.

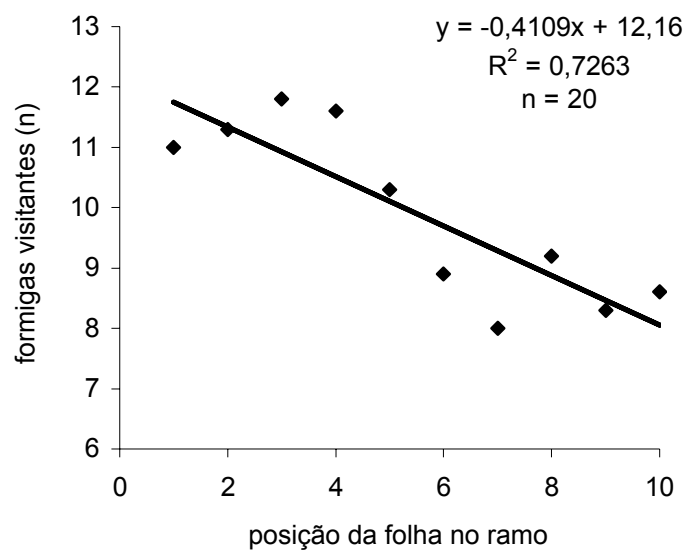


Figura 11. Regressão entre a posição da folha no ramo (folha um sendo a mais próxima da região apical) e o número de formigas nos nectários extraflorais das folhas de *P. suberosa* em observações quinzenais (outubro de 2001 e fevereiro de 2002; Instituto de Pesquisas Hidráulicas/UFRGS). Os pontos representam a média de formigas por planta nas 10 ocasiões de amostragens (teste F de Fisher, alfa = 0,05).

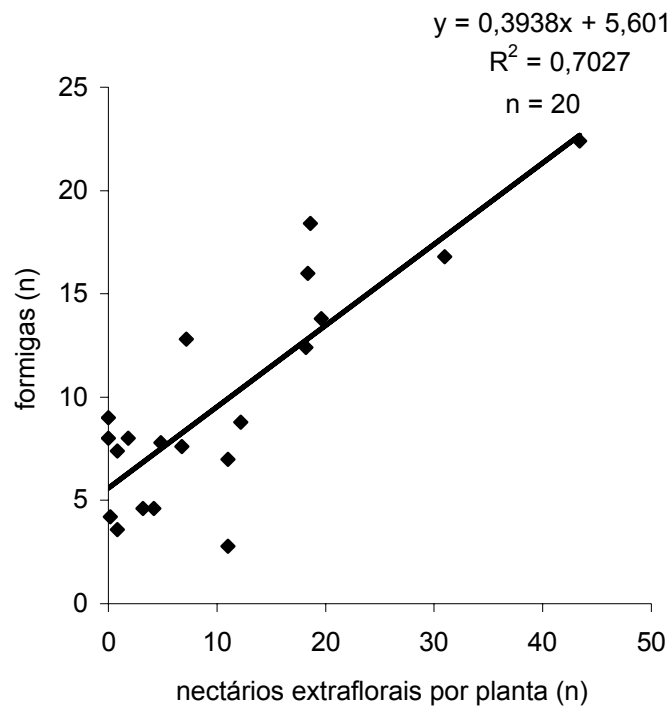


Figura 12. Regressão entre o número de nectários extraflorais presentes no limbo foliar por planta de *P. suberosa* e o de formigas visitantes em observações quinzenais (janeiro e fevereiro de 2002; Instituto de Pesquisas Hidráulicas/UFRGS). Os pontos representam o número médio de formigas por planta nas cinco ocasiões de amostragens (teste F de Fisher, alfa = 0,05).

2.4.4.1 Delineamento experimental

Tanto no Departamento de Zoologia/UFRGS, quanto no Instituto de Pesquisas Hidráulicas/UFRGS. A visita de formigas esteve associada às plantas com nectários extraflorais ativos no limbo. A ocorrência de visitas por formigas foi maior nas plantas com nectários extraflorais intactos, quando comparado com as plantas com os nectários extraflorais do pecíolo e do limbo extirpados (ANOVA um fator, $\alpha = 0,05$; testes múltiplos de Tukey, $\alpha = 0,05$; Figura 13).

2.5 DISCUSSÃO

Segundo SACCO (1980), *P. suberosa* apresenta folhas simples, trinervadas, de forma extremamente variável, desde inteiras até profundamente trilobadas, sendo comum haver polimorfismo foliar no mesmo ramo; o que foi confirmado neste estudo. Os dados obtidos sugerem que num dado local, há predominância de um tipo particular de formato, o qual não é o mesmo dentre as populações do Rio Grande do Sul. Não foram analisados os mecanismos pelos quais tal padrão é determinado. Os locais amostrados apresentam considerável variação quanto à cobertura vegetal, por conseguinte de fatores abióticos (ex. luminosidade) que podem determinar tal variação fenotípica (LARCHER 1995).

Em *P. suberosa*, geralmente observa-se dois nectários extraflorais dispostos em lados opostos no pecíolo, acima da metade deste, às vezes no meio ou abaixo (SACCO 1980). Isto foi confirmado nas diferentes populações amostradas. Estes enquadram-se no tipo elevado (*Hochnektarien*), em forma de taça, conforme classificação proposta por ELIAS (1983). Formato semelhante, ocorre nos nectários

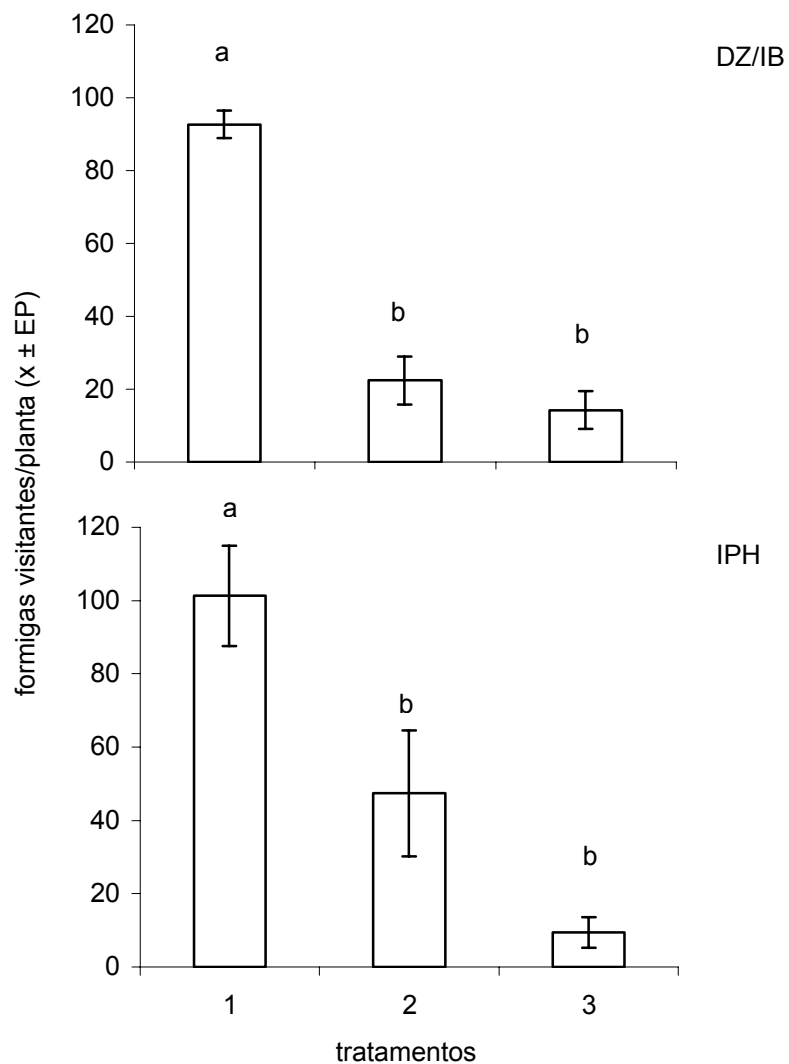


Figura 13. Variação na quantidade de formigas nos ramos de *P. suberosa* (n = 20) em dois locais: Departamento de Zoologia/UFRGS (DZ/IB) e Instituto de Pesquisas Hidráulicas/UFRGS (IPH). Observações quinzenais (março a abril de 2002; seis ocasiões de amostragens), com relação aos tratamentos: 1) nectários extraflorais do limbo foliar e peciolares intactos; 2) nectários extraflorais do limbo foliar extirpados e 3) nectários extraflorais do limbo foliar e do pecíolo extirpados. Colunas seguidas de letras distintas diferem estatisticamente (ANOVA $p < 0,0001$ e $p = 0,0003$, para DZ/IB e IPH, respectivamente; testes múltiplos de Tukey, $\alpha = 0,05$).

extraflorais apresentados por *Passiflora incarnata* (ELIAS 1983) e *Campsis radicans* (Bignoniaceae) (ELIAS & GELBAND 1976).

Além do nectário extrafloral do pecíolo, encontrou-se, outro tipo ainda não descrito para esta espécie, localizado no limbo foliar. Este último, enquadra-se no tipo aplainado (*Flachnektarien*) conforme classificação proposta por ELIAS (1983), com formato discóide, ocorrendo principalmente próximo das nervuras da face abaxial. Este tipo de nectário extrafloral é encontrado comumente em muitas espécies de passifloráceas (ELIAS 1983). Pode também ser observado em *Leonardoxa africana* (Leguminosae) (ELIAS 1980) e em *Acacia longifolia* (Leguminosae) (ELIAS 1983). KILLIP (1938) menciona a presença eventual de “ocelos” no limbo foliar de *P. suberosa*, o que inferimos tratar-se dos nectários extraflorais do limbo foliar descritos neste estudo. Os trabalhos existentes sobre a flora regional de passifloráceas omitem este tipo de nectário extrafloral para *P. suberosa* (SACCO 1962; 1980). Este estudo demonstra que ao contrário da ocorrência ocasional, tais nectários extraflorais são uma constante nas populações do Rio Grande do Sul.

De acordo com DURKEE (1982), no néctar extrafloral de passifloráceas, ocorre a presença de açúcares e grande quantidade de aminoácidos. Não foi realizada a análise qualitativa no caso de *P. suberosa*, devido principalmente ao fato do volume secretado pelos nectários extraflorais ser muito pequeno. É desejável que em trabalhos futuros, com esta espécie de passiflorácea, seja desenvolvida uma metodologia para a obtenção destes dados, além dos protocolos propostos por DAFNI (1982).

Em *P. suberosa*, observou-se que as folhas mais velhas nos ramos apresentam menor volume de néctar extrafloral, como o que ocorre em *Turnera*

ulmifolia (Turneraceae). Nesta última, segundo ELIAS *et al.* (1975), a produção do néctar extrafloral mostra-se principalmente dependente da idade das folhas a eles associadas. O mesmo também foi observado por ELIAS (1972), trabalhando com *Pithecellobium macradenium* (Leguminosae). De acordo com DURKEE (1982), em passifloráceas, a produção de néctar pelos nectários extraflorais só termina com a senescência do órgão em que estão associados, não havendo correlação com a atividade de florescência da planta. Nesta família, o meristema de crescimento localiza-se na região apical do ramo. Dessa forma, há um ordenamento progressivo da idade das folhas ao longo do ramo, sendo as folhas mais velhas, as mais distantes da região apical, e assim, entram em senescência primeiro, produzindo menos néctar extrafloral.

Para AGRAWAL & RUTTER (1998), a presença dos nectários extraflorais numa planta parece ser uma adaptação que aumenta a “aptidão” desta, devido a sua capacidade de fornecer alimento para parasitóides, podendo atrair também formigas, as quais tendem a procurar e a preda insetos herbívoros que estejam na planta. Segundo revisão de KOPTUR (1992), os nectários extraflorais são visitados por uma ampla variedade de animais, em busca de alimento, sendo que os efeitos desta associação podem ser benéficos, pelo patrulhamento realizado pelos insetos na superfície da planta, perturbando, predando ou até parasitando os herbívoros; ou prejudiciais, atraindo insetos herbívoros adultos, os quais podem ovipositar na planta, dependendo do contexto ecológico considerado.

OLIVEIRA *et al.* (1987), trabalhando com *Qualea grandiflora* (Vochysiaceae), a qual é rica em nectários extraflorais, observaram que nas plantas com nectários extraflorais é possível encontrar maior número de formigas, em comparação às plantas sem nectários extraflorais próximas a elas. Também

verificaram que as formigas atacaram maior número de vezes e mais efetivamente mimícos que estavam presentes nas plantas com nectários extraflorais. Segundo BENTLEY (1977b), a idéia “protecionista” da ação das formigas sobre as plantas com nectários extraflorais, pressupõe que haja uma interação benéfica entre as formigas e as plantas onde elas estão; mas para que isto ocorra, as formigas devem estar na planta, sendo que devem mostrar comportamento agressivo e serem possíveis predadores de potenciais herbívoros. Em contrapartida, a planta deve ser vulnerável e sujeita ao ataque de herbívoros ao menos em um estágio da vida.

No presente estudo, observou-se a presença de formigas visitando os nectários extraflorais de *P. suberosa*, tanto os peciolares quanto os do limbo. Não foi prevista a determinação do papel da presença das formigas frente à *P. suberosa*. Observações preliminares, tendo como base o contato das peças bucais com os nectários extraflorais, sugerem que a maioria delas encontrava-se alimentando-se deles nas ocasiões das coletas. Nas plantas com um maior número de nectários extraflorais e, conseqüentemente, maior produção de néctar extrafloral, encontrou-se um maior número de formigas. Igualmente, nas folhas mais jovens foram encontradas mais formigas em comparação às folhas mais velhas, devido possivelmente ao fato de que os nectários extraflorais associados às folhas jovens produzem maior quantidade de néctar extrafloral.

P. suberosa é uma das hospedeiras preferenciais das larvas de *H. erato phyllis* (KERPEL 1999; PÉRICO 1995). As fêmeas desta espécie selecionam para ovipositar a região apical dos ramos, sendo que estes devem apresentar-se intactos, de maior tamanho e desprovidos de coespecíficos (MUGRABI-OLIVEIRA & MOREIRA (1996a,b). Logo, as plantas que apresentam um maior número de nectários extraflorais e assim, um maior número de formigas em seus ramos

estariam relativamente mais “protegidas” da oviposição desta borboleta e ação posterior das larvas.

Nos trabalhos desenvolvidos por SMILEY (1985, 1986), as passifloráceas que apresentavam formigas, atraídas pelos nectários extraflorais, estavam mais protegidas da ação dos insetos herbívoros, como larvas de heliconíneos. No caso de *P. suberosa* é possível inferir que a presença de formigas atraídas pelos nectários extraflorais de suas folhas a protege da oviposição de *H. erato phyllis*, visto que os nectários extraflorais das folhas mais jovens, local onde esta borboleta oviposita, produzem mais néctar extrafloral e assim, atraem mais formigas provavelmente para protegê-la.

No presente estudo, não foi observado se a presença de formigas nos ramos de *P. suberosa*, efetivamente diminui a oviposição de *H. erato phyllis*. Também não foi observado se as formigas presentes nos ramos apresentam comportamento agressivo em relação às larvas destes heliconíneos ou mesmo se as molesta, o que deve ser investigado posteriormente. Tais inter-relações, se existentes, dizem respeito aos nectários extraflorais presentes no limbo, já que aqueles do pecíolo não variam numericamente, produzem pouco néctar e são comparativamente menos visitados por formigas nas populações do Rio Grande do Sul.

3 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGRAWAL, A. A. & RUTTER, M. T. 1998. Dynamic anti-herbivore defense in ant-plants: the role of induced responses. **Oikos** **83**: 227-236.
- BARTON, A. M. 1986. Spatial variation in the effect of ants on an extrafloral nectary plant. **Ecology** **67**: 495-504.
- BECERRA, J. X. I. & VENABLE, D. L. 1989. Extrafloral nectaries: a defense against ant-Homoptera mutualisms? **Oikos** **55**: 276-280.
- BECKMANN, R. L. Jr. & STUCKY, J. M. 1981. Extrafloral nectaries and plant guarding in *Ipomoea pandurata* (L.) G. F. W. Mey. (Convolvulaceae). **Am. J. Bot.** **68**: 72-79.
- BENSON, W. W.; BROWN, K. S. Jr. & GILBERT, L. E. 1976. Coevolution of plants and herbivores: passion flower butterflies. **Evolution** **29**: 659-680.
- BENTLEY, B. L. 1976. Plants bearing extrafloral nectaries and the associated ant community: interhabitat differences in the reduction of herbivore damage. **Ecology** **57**: 815-820.
- BENTLEY, B. L. 1977, a. The protective function of ants visiting the extrafloral nectaries of *Bixa orellana* (Bixaceae). **J. Ecol.** **65**: 27-38.
- BENTLEY, B. L. 1977, b. Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. **Ann. Rev. Ent.** **8**: 407-427.
- BENTLEY, B. L. 1983. Nectaries in agriculture, with an emphasis on the tropics. In BENTLEY, B. L. & ELIAS, T. (eds.). **The biology of nectaries**. New York, Columbia University Press. p. 204-222.
- BOLTON, B. 1995. **A new general catalogue of ants of the world**. Cambridge, Harvard University Press. 504 p.
- CARROLL, C. R. & JANZEN D. H. 1973. Ecology of foraging by ants. **Ann. Rev. Ecol. Syst.** **4**: 231-257.

- CONOVER, W. J. 1980. **Practical nonparametric statistics**. 2ed. New York, John Wiley & Sons, 493p.
- DAFNI, A. 1992. **Pollination ecology**: a practical approach. New York, Oxford University Press. 250 p.
- DAVE, Y. S. & PATEL, N. D. 1975. A developmental study of extrafloral nectaries in slipper spurge (*Pedilanthus tithymaloides*, Euphorbiaceae). **Am. J. Bot.** **62**: 808-812.
- DIEHL-FLEIG, E. 1997. Interações formigas-plantas. In ARAÚJO, M. C. P. de; COELHO, G. C. & MEDEIROS, L. (eds.). **Interações ecológicas & Biodiversidade**. Ijuí, Unijuí. p. 49-58.
- DURKEE, L. T. 1982. The floral and extrafloral nectaries of *Passiflora*, II. The extrafloral nectary. **Am. J. Bot.** **69**: 1420-1428.
- DURKEE, L. T. 1983. The ultrastructure of floral and extrafloral nectaries. In BENTLEY, B. & ELIAS, T. S. (eds.). **The biology of nectaries**. New York, Columbia University Press. p. 1-29.
- ELIAS, T. S. 1972. Morphology and anatomy of foliar nectaries of *Pithecellobium macradenium* (Leguminosae). **Bot. Gaz.** **133**: 38-42.
- ELIAS, T. S. 1980. Foliar nectaries of unusual structure in *Leonardoxa africana* (Leguminosae), an African obligate myrmecophyte. **Am. J. Bot.** **67**: 423-425.
- ELIAS, T. S. 1983. Extrafloral nectaries: their structure and distribution. In BENTLEY, B. & ELIAS, T. S. (eds.). **The biology of nectaries**. New York, Columbia University Press. p. 174-203.
- ELIAS, T. S. & GELBAND, H. 1976. Morphology and anatomy of floral and extrafloral nectaries in *Campsis* (Bignoniaceae). **Am. J. Bot.** **63**: 1349-1353.
- ELIAS, T. S. & GELBAND, H. 1977. Morphology, anatomy, and relationship of extrafloral nectaries and hydathodes in two species of *Impatiens* (Balsaminaceae). **Bot. Gaz.** **138**: 206-212.

- ELIAS, T. S.; ROZICH, W. R. & NEWCOMBE, L. 1975. The foliar and floral nectaries of *Turnera ulmifolia* L. **Am. J. Bot.** **62**: 570-576.
- FERRI, M. G.; MENEZES, N. L. & MONTEIRO, W. R. 1981. **Glossário ilustrado de Botânica**. São Paulo, Nobel. 198 p.
- FOWLER, H. G.; FORTI, L. C.; BRANDÃO, C. R. F.; DELABIE, J. H. C. & VASCONCELOS, H. L. 1991. Ecologia nutricional de formigas. In PANIZZI, A. R. & PARRA, J. R. P. (eds.). **Ecologia nutricional de insetos e suas implicações no manejo de pragas**. São Paulo, Manole p. 131-223.
- FREITAS, A.V. L. & OLIVEIRA, P. S. 1992. Biology and behavior of the neotropical butterfly *Eunica bechina* (Nymphalidae) with special reference to larval defence against ant predation. **J. Res. Lepid.** **31**: 1-11.
- FREITAS, A. V. L. & OLIVEIRA, P. S. 1996. Ants as selective agents on herbivore biology: effects on the behaviour of a non-myrmecophilous butterfly. **J. Anim. Ecol.** **65**: 205-210.
- FRIEND, W. G. 1958. Nutritional requirements of phytophagous insects. **Ann. Rev. Ent.** **3**: 57-74.
- GRACIE, C. 1991. Observation of dual function of nectaries in *Ruellia radicans* (Nees) Lindau (Acanthaceae). **Bull. Torrey Bot. Soc.** **118**: 188-190.
- HÖLLDOBLER, B. & WILSON, E. O. 1990. **The ants**. Cambridge, Harvard University Press, 732 p.
- HORVITZ, C. C. & SCHEMSKE, D. W. 1984. Effects of ants and an ant-tended herbivore on seed production of a neotropical herb. **Ecology** **65**: 1369-1378.
- JANZEN, D. H. 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. **Evolution** **20**: 249-275.
- JANZEN, D. H. 1972. Protection of *Barteria* (Passifloraceae) by *Pachysima* ants (Pseudomyrmecinae) in a Nigerian rain forest. **Ecology** **53**: 885-892.

- KEELER, K. H. 1977. The extrafloral nectaries of *Ipomoea carnea* (Convolvulaceae). **Am. J. Bot.** **64**: 1182-1188.
- KEELER, K. H. 1980. The extrafloral nectaries of *Ipomoea leptophylla* (Convolvulaceae). **Am. J. Bot.** **67**: 216-222.
- KEELER, K. H. 1981. Function of *Mentzelia nuda* (Loasaceae) postfloral nectaries in seed defense. **Am. J. Bot.** **68**: 295-299.
- KERPEL, S. M. 1999. **Mecanismos ecológicos-comportamentais envolvidos na seleção da planta hospedeira por *Heliconius erato phyllis* (Lepidoptera: Nymphalidae)**. Dissertação (Mestrado em Ecologia) – Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre, 80p.
- KILLIP, E. P. 1938. The American species of Passifloraceae. **Field Mus. Nat. Hist. Bot. Series 19**: 1-613.
- KLEINFELDT, S. E. 1978. Ant-gardens: the interaction of *Codonanthe crassifolia* (Gesneriaceae) and *Crematogaster longispina* (Formicidae). **Ecology** **59**: 449-456.
- KNOX, R. B.; MARGINSON, R.; KENRICK, J. & BEATTIE, A. J. 1986. The role of extrafloral nectaries in *Acacia*. In JUNIPER, B. & SOUTHWOOD, S. R. (eds.). **Insects and plant surface**. London, Edward Arnold. p. 155 - 178.
- KOPTUR, S. 1979. Facultative mutualism between weedy vetches bearing extrafloral nectaries and weedy ants in California. **Am. J. Bot.** **66**: 1016-1020.
- KOPTUR, S. 1984. Experimental evidence for defense of *Inga* (Mimosoideae) saplings by ants. **Ecology** **65**: 1787-1793.
- KOPTUR, S. 1992. Extrafloral nectary-mediated interactions between insects and plants. In BERNAYS, E. (ed.). **Insect-plant interactions**. Boca Raton, CRC Press, vol. 4. p. 81-129.
- KOPTUR, S. & LAWTON, J. H. 1988. Interactions among vetches bearing extrafloral nectaries, their biotic protective agents, and herbivores. **Ecology** **69**: 278-283.

- KOPTUR, S.; RICO-GRAY, V; & PALACIOS-RIOS, M. 1998. Ant protection of the nectaried fern *Polypodium plebeium* in Central Mexico. **Am. J. Bot.** **85**: 736-739.
- LARCHER, W. 1995. **Physiological plant ecology**. Berlin, Springer Verlag, 506p.
- LAWTON, J. H. & HEADS, P. A. 1984. Bracken, ants, and extrafloral nectaries. I. The components of the system. **J. Anim. Ecol.** **53**: 995-999.
- McLAIN, D. K. 1983. Ants, extrafloral nectaries and herbivory on the passion vine, *Passiflora incarnata*. **Am. Mid. Nat.** **110**: 433-439.
- MUGRABI-OLIVEIRA, E. & MOREIRA, G. R. P. 1996, a. Conspecific mimics and low host plant availability reduce egg laying by *Heliconius erato phyllis* (Lepidoptera: Nymphalidae). **Rev. bras. Zool.** **13**: 929-937.
- MUGRABI-OLIVEIRA, E. & MOREIRA, G. R. P. 1996, b. Size of and damage on shoots of *Passiflora suberosa* (Passifloraceae) influence oviposition site selection of *Heliconius erato phyllis* (Lepidoptera: Nymphalidae). **Rev. bras. Zool.** **13**: 939-953.
- OLIVEIRA, P. S.; SILVA, A. F. da & MARTINS, A. B. 1987. Ant foraging on extrafloral nectaries of *Qualea grandiflora* (Vochysiaceae) in cerrado vegetation: ants as potential antiherbivore agents. **Oecologia** **74**: 228-230.
- PÉRICO, E. 1995. Interação entre quatro espécies de Heliconiini (Lepidoptera: Nymphalidae) e suas plantas hospedeiras (Passifloraceae) em uma floresta secundária do Rio Grande do Sul, Brasil. **Biociências** **2**: 3-18.
- PÉRICO, E. & ARAÚJO, A. M. 1991. Suitability of host plants (Passifloraceae) and their acceptableness by *Heliconius erato* and *Dryas iulia* (Lepidoptera: Nymphalidae). **Evol. Biol.** **5**: 59-74.
- PICKETT, C. H. & CLARK, W. D. 1979. The function of extrafloral nectaries in *Opuntia acanthocarpa* (Cactaceae). **Am. J. Bot.** **66**: 618-625.

- PIZO, M. A. & OLIVEIRA, P. S. 1998. Interaction between ants and seeds of a nonmyrmecochorous neotropical tree, *Cabralea canjerana* (Meliaceae), in the Atlantic Forest of Southeast Brazil. **Am. J. Bot.** **85**: 669-674.
- RASHBROOK, V. K.; COMPTON, S. G. & LAWTON, J. H. 1992. Ant-herbivore interactions: reasons for the absence of benefits to a fern with foliar nectaries. **Ecology** **73**: 2.167-2.174.
- SANTOS, J. C. & DEL-CLARO, K. 2001. Interação entre formigas, herbívoros e nectários extraflorais em *Tocoyena formosa* (Cham. & Schlechtd.) K. Schum. (Rubiaceae) na vegetação do cerrado. **Rev. bras. Zociências** **3**: 77-92.
- SACCO, J.C. 1962. Passifloraceae. **Boletim do Instituto de Biociências**. Porto Alegre, n. 12, p. 7 – 29.
- SACCO, J. C. 1980. Passifloraceae. *In* : R. Reitz (Ed.), **Flora ilustrada catarinense**. Itajaí, Herbário Barbosa Rodrigues, 130p.
- SCHEMSKE, D. W. 1980. The evolutionary significance of extrafloral nectar production by *Costus woodsonii* (Zingiberaceae): an experimental analysis of ant protection. **J. Ecol.** **68**: 959-967.
- SCHEMSKE, D. W. 1982. Ecological correlates of a neotropical mutualism: ant assemblages at *Costus* extrafloral nectaries. **Ecology** **63**: 932-941.
- SMILEY, J. T. 1985. *Heliconius* caterpillar mortality during establishment on plants with and without attending ants. **Ecology** **66**: 845-849.
- SMILEY, J. 1986. Ant constancy at *Passiflora* extrafloral nectaries: effects on caterpillar survival. **Ecology** **67**: 516-521.
- SMITH, L. L.; LANZA, J. & SMITH, G. C. 1990. Amino acid concentrations in extrafloral nectar of *Impatiens sultani* increase after simulated herbivory. **Ecology** **71**: 107-115.
- SOARES, I. M. F. & DELABIE, J. H. C. 2000. Interações entre formigas (Hymenoptera: Formicidae) e *Opuntia ficus-indica* Mill (Cactaceae) no semi-árido do nordeste brasileiro. **Acta Biol. Leop.** **22**: 79-87.

- SOKAL, R. R. & ROHLF, F. J. 1981. **Biometry**. 2ed. New York, W. H. Freeman and Company. 859p.
- STEPHENSON, A. G. 1982. The role of the extrafloral nectaries of *Catalpa speciosa* in limiting herbivory and increasing fruit production. **Ecology** **63**: 663-669.
- TEMPEL, A. S. 1983. Bracken fern (*Pteridium aquilinum*) and nectar-feeding ants: a nonmutualistic interaction. **Ecology** **64**:1.411 – 1.422.
- TILMAN, D. 1978. Cherries, ants and tent caterpillars: timing of nectar production in relation to susceptibility of caterpillars to ant predation. **Ecology** **59**: 686-692.
- TURNER, J. R. G. 1981. Adaptation and evolution in *Heliconius*: a defense of NeoDarwinism. **Ann. Rev. Ecol. Syst.** **12**: 99-121.
- VANSELL, G. H. 1940. Nectar secretion in poinsettia blossoms. **J. Econ. Entomol.** **33**: 409-413.

4 APÊNDICES

NORMAS PARA PUBLICAÇÃO

A **Revista Brasileira de Zoologia** (RBZ), **Órgão da Sociedade Brasileira de Zoologia** (SBZ), destina-se a publicar trabalhos científicos originais de Zoologia, de sócios quites com a Tesouraria. A RBZ publica(rá) ainda **Resenhas Bibliográficas, Notas Gerais e Necrológicos**.

MANUSCRITOS

Os trabalhos devem ser redigidos em português, inglês ou espanhol; o aceite de outros idiomas ficará a critério da "Comissão Editorial". Os trabalhos devem ser enviados no original e duas cópias (inclusive das figuras). Devem ser digitados em espaço duplo e com margens largas. Alterações de pequena monta serão feitas pela "Comissão Editorial". Correções e acréscimos encaminhados pelo(s) autor(es) após o registro do manuscrito poderão ser recusados. Manuscritos em **disquete**, redatados em qualquer editor de texto (mencionar o nome do programa utilizado), devem acompanhar os três manuscritos impressos. A página de rosto deve conter: (1) título do trabalho, sucinto, porém, quando apropriado, mencionar o(s) nome(s) da(s) categoria(s) superior(es) à qual o(s) animal(ais) pertence(m); (2) nome(s) do(s) autor(es) com os respectivos algarismos arábicos para remissão ao rodapé; (3) resumo em inglês, incluindo o **título do trabalho** se o mesmo for em outro idioma; (4) **palavras chaves em inglês**; (5) rodapé com endereço profissional (preferencialmente) do(s) autor(es), incluindo: (5.1) departamento ou unidade equivalente; (5.2) instituição; (5.3) caixa postal ou logradouro; (5.4) código de endereçamento postal; (5.5) cidade; (5.6) estado ou equivalente; (5.7) país. No texto serão escritos em **itálico**, os nomes do grupo gênero, do grupo espécie e palavras estrangeiras. Não devem ser usados quaisquer outros sinais de marcação ou ênfase. A primeira citação de um taxa no texto, deve vir acompanhada do **nome científico** por extenso, com **autor** e **data** (de vegetais se possível), e a família.

As citações bibliográficas serão em **caixa alta** (maiúsculas) e dos seguintes modos: SMITH (1990); (SMITH 1990); SMITH (1990: 128); LENT & JURBERG (1965); GUIMARÃES *et al.* (1983); artigos do(s) mesmo(s) autor(es) devem ser citados em ordem cronológica.

ILUSTRAÇÕES E TABELAS

Fotografias, desenhos, gráficos e mapas serão denominados **figuras**. Devem ser numeradas com algarismos arábicos e chamadas no texto em **ordem crescente**.

As figuras (desenhos, mapas e gráficos) devem ser feitos a **traço de nanquim**. As fotografias devem ser nítidas e contrastadas. Não misturar fotografias e desenhos em uma mesma figura.

Em qualquer situação, as figuras devem acompanhar o trabalho em separado, com a indicação no texto de sua localização, **marcadas no verso** com o(s) nome(s) do(s) autor(es) e título do trabalho; **montadas em cartolina branca** (quando possível, não maiores que a folha de papel ofício), **proporcionais às dimensões do espelho (11,5x18cm)** e reservando um espaço para a legenda.

A relação de tamanho da figura, quando necessária, deve ser apresentada em escala vertical ou horizontal.

Figuras coloridas podem ser aceitas desde que a diferença dos encargos seja paga pelo(s) autor(es).

As **tabelas** devem ser numeradas com algarismos romanos e compiladas em folhas separadas.

As legendas devem ser datilografadas em folha à parte, sendo para cada figura, tabela ou conjunto de figuras ou tabelas, um parágrafo distinto.

AGRADECIMENTOS

Agradecimentos e indicações de financiamentos devem ser relacionados antes do item Referências Bibliográficas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

As Referências Bibliográficas, mencionadas no texto, devem ser arroladas no final do trabalho, como nos seguintes exemplos:

1) Periódicos (abreviaturas de acordo com o **World List of Scientific Periodicals** ou como indicado pelo próprio periódico):

Smith, D.R. 1990. A synopsis of the sawflies (Hymenoptera, Symphita) of America South of the United States: Pergidae. **Revta bras. Ent.** **34** (1): 7-200.

Lent, H. & J. Jurberg. 1980. Comentários sobre a genitália externa masculina em *Triatoma* Laporte, 1832 (Hemiptera, Reduviidae). **Rev. Brasil. Biol.** 40 (3): 611-627.

Guimarães, J.H.; N. Papavero & A.P. do Prado. 1983. As miíases da Região Neotropical (identificação, biologia, bibliografia). **Revta bras. Zool.** 1 (4): 239-416.

2) Livros, folhetos, etc.:

Hennig, W. 1981. **Insect phylogeny**. Chichester, John Wiley, XX+514p.

3) Capítulo de livro:

Hull, D.L. 1974. Darwinism and historiography, p. 388-402. *In*: T.F. Glick (Ed.). **The comparative reception of Darwinism**. Austin, Univ. Texas, IV+505p.

NÃO SERÃO ACEITAS REFERÊNCIAS DE TRABALHOS NÃO PUBLICADOS.

SEPARATAS

Todos os trabalhos serão reproduzidos em separatas, em número fixo de 50, e fornecidas gratuitamente ao(s) autor(es).

EXEMPLARES TESTEMUNHA

Quando apropriado, os manuscritos devem mencionar a coleção da instituição onde podem ser encontrados os exemplares que documentam a identificação taxonômica.

RESPONSABILIDADE

O teor científico é de inteira responsabilidade do(s) autor(es).